ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA DE LOS INDIOS AMERICANOS

Michael H. Crawford

COLECCIONES MAPFRE 1492

Los primeros europeos que tomaron contacto con los aborígenes que habitaban el continente americano fueron los vikingos en el siglo XI. Sin embargo, no llegaron a colonizar la región de América del Norte, si bien establecieron algunos asentamientos. Cuando llegó Colón, los colonizadores se encontraron con una numerosa población indígena, que presentaba una amplia variedad de patrones de subsistencia. Allí donde poseían una tecnología agrícola sofisticada, capaz de mantener grandes poblaciones, se desarrollaron importantes civilizaciones, como en el altiplano de México o las tierras altas del Perú. Según las estimaciones de Michael H. Crawford, a la llegada de los españoles unos 44 millones de nativos ocupaban las tierras desde el Ártico hasta la Patagonia. Llegaron de Siberia hace unos 30.000 a 40.000 años, crecieron en número y se expandieron por el continente. Esta obra es el fruto de muchos años de investigación sobre la antropología física del indio americano.

Michael H. Crawford (Shangai - China, 1939). Ph. D. en Antropología. Profesor de la University of Kansas. Obras: *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology and Genetics* (1976), *Current development in Anthropological Genetics* (1980-1984).

Creative Commons

Esta obra se encuentra disponible en Acceso Abierto para copiarse, distribuirse y transmitirse con propósitos no comerciales. Todas las formas de reproducción, adaptación y/o traducción por medios mecánicos o electrónicos deberán indicar como fuente de origen a la obra y su(s) autor(es).

Colección Indios de América

ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA DE LOS INDIOS AMERICANOS

Director coordinador: José Andrés-Gallego
Director de Colección: Claudio Esteva-Fabregat
Diseño de cubierta: José Crespo

© 1992, Michael H. Crawford
© 1992, Fundación MAPFRE América
© 1992, Editorial MAPFRE, S. A.
Paseo de Recoletos, 25 - 28004 Madrid
ISBN: 84-7100-409-7 (rústica)
ISBN: 84-7100-410-0 (cartoné)
Depósito legal: M. 25556-1992
Compuesto por Composiciones RALI, S. A.
Particular de Costa, 12-14 - Bilbao
Impreso en los talleres de Mateu Cromo Artes Gráficas, S. A.
Carretera de Pinto a Fuenlabrada, s/n, Km. 20,800 (Madrid)
Impreso en España-Printed in Spain

MICHAEL H. CRAWFORD

ANTROPOLOGÍA BIOLÓGICA DE LOS INDIOS AMERICANOS

EDITORIAL
MAPFRE

Dedicado a los pueblos nativos que llevaron a cabo el largo camino desde Siberia y a sus descendientes, quienes fundaron civilizaciones.

ÍNDICE

Prefacio 11

Capítulo I. Orígenes de las poblaciones del Nuevo Mundo 15

Introducción 15
Primeras teorías sobre el origen 16
Evidencias científicas de los orígenes de los amerindios 18
Cronología de Siberia y poblamiento del Nuevo Mundo 27
Evidencias arqueológicas 31
¿La nueva síntesis? 36
Los fundadores siberianos 43
Asentamiento de América del Norte 45
Poblamiento de América del Sur 47
Bibliografía citada 48

Capítulo II. Tamaño poblacional y efectos del contacto con los europeos 55

Introducción 55
Métodos de estimación 56
Estimaciones del tamaño de la población por regiones 57
Variación regional del despoblamiento 67
Consecuencias evolutivas de la disminución poblacional 75
Impacto de las enfermedades del Viejo Mundo 76
Enfermedades propias del Nuevo Mundo 80
Importación de enfermedades del Viejo Mundo 87
Conclusión 88
Bibliografía citada 88

Capítulo III. Demografía de las poblaciones amerindias 95

Introducción 95
Demografía de los amerindios precolombinos 96
Demografía de las poblaciones actuales 104
Conclusión 127
Bibliografía citada 128

Capítulo IV. Variabilidad genética en las poblaciones contemporáneas de las Américas 135

Introducción 135
Exactitud y fiabilidad de las muestras 137
Marcadores amerindios y siberianos 141
Marcadores tradicionales de la sangre 144
Marcadores electroforéticos 156
Inmunoglobulinas (GMs y KMs) 173
Sistema de histocompatibilidad 179
Polimorfismos de ADN 182
Conclusión 185
Bibliografía citada 186

Capítulo V. Estructura poblacional de los nativos americanos 201

Introducción 201
Subdivisión intrapoblacional 202
Subdivisión interpoblacional 208
Técnicas de representación gráfica 219
Cruzamiento y flujo genético 231
Hibridación en el Nuevo Mundo 235
Conclusión 248
Bibliografía citada 250

Capítulo VI. Variabilidad morfológica 259

Introducción 259
Clasificación racial 261
Antropometría 263
Dermatoglifos 271
Dentición de las poblaciones del Nuevo Mundo 288
Color de la piel 299
Conclusión 304
Bibliografía citada 305

PREFACIO

Al igual que las historias, tanto biológicas como culturales, de los pueblos indígenas a quienes está dedicado el presente libro, la elaboración de este volumen constituye una historia de expansión y enfrentamiento, de mezclas y adaptaciones, si bien, por fortuna, desde un punto de vista más moderado: el punto de vista científico. Mi interés por la biología humana de las poblaciones del Nuevo Mundo se vio estimulado, en primer lugar, por la relación que mantuve con Marshall T. Newman en la Universidad de Washington. Bud, como se le conoce entre sus amigos, se incorporó a la Facultad de Antropología de dicha Universidad en 1966, al tiempo que yo me encontraba finalizando el último año de mi licenciatura. A pesar de no haber sido alumno directo suyo, asistí, de hecho, a varios de sus seminarios y, a lo largo de aquel curso, discutimos acerca de muchos aspectos de la biología amerindia.

La idea original de la presente obra vio la luz hace casi veinte años, mientras cenábamos en la casa de Bud, en Seattle. Aunque habíamos compartido multitud de ideas e intereses, nunca habíamos publicado algo juntos por lo que, aquella noche, decidimos que debíamos comenzar a trabajar en un volumen acerca de la biología de las poblaciones nativas del Nuevo Mundo. Desgraciadamente, aquel proyecto jamás se hizo realidad, fue abandonado debido a la prolongada enfermedad y posterior fallecimiento de la mujer de Bud, Judy.

Hace dos años, no obstante, fui requerido por Claudio Esteva-Fabregat quien, en nombre de la Fundación Mapfre América, me pidió que escribiera un libro acerca de la antropología física de los indios americanos. Esta invitación dio el impulso necesario para revisar mi vi-

sión original, teniendo en cuenta el trabajo que he ido efectuando sobre las poblaciones del Nuevo Mundo a lo largo de los últimos veinte años, e intentar dar forma a un nuevo enfoque de la cuestión.

La tarea planteaba, además, un particular desafío, ya que se me pedía que la extensión del libro se encontrase entre las 300 y las 350 páginas a doble espacio, mientras debía abarcar la antropología física de dos continentes completos. Teniendo en cuenta estos parámetros, decidí centrar mi atención en la problemática que mejor conocía, así como en otorgar al texto un carácter personal, escogiendo principalmente ejemplos a partir de mi propio trabajo. Así, se ha prestado especial atención a los tlaxcaltecas de México, a los esquimales de la isla de San Lorenzo y de Alaska, los caribes negros de San Vicente y del Caribe, así como a diversas poblaciones fundadoras procedentes de Siberia. Por otro lado, los entresijos de las cuestiones que guiaban los primeros estudios sobre estas poblaciones proporcionan el «pegamento» adecuado que mantiene unido el presente volumen, mientras que el uso de estudios puntuales añade un grado de profundidad que, de otro modo, faltaría en una publicación de tipo general.

A pesar de que existen muchas otras áreas fascinantes de la antropología biológica, como la osteología, la nutrición, el crecimiento, el desarrollo y las adaptaciones a las altitudes elevadas, he querido limitar el alcance de este libro a la antropología genética de los grupos del Nuevo Mundo, en el más amplio sentido del término. El capítulo I se centra en los orígenes de las poblaciones del Nuevo Mundo y examina las evidencias históricas, arqueológicas, morfológicas y genéticas para considerar una posible migración siberiana. De este modo, este capítulo intenta responder a los siguientes interrogantes: ¿quiénes fueron los fundadores originales? ¿cuándo vinieron? y ¿cómo llevaron a cabo la colonización de dos continentes? El segundo capítulo lleva a cabo una estimación del tamaño de la población amerindia de la que se tiene conocimiento, al tiempo que estudia el impacto de las enfermedades en el proceso de despoblamiento, proporcionando para ello ejemplos provenientes de Tlaxcala, de la isla de San Lorenzo y de la isla de San Vicente, cada uno de ellos con un patrón de despoblamiento diferente así como con una desigual severidad en las tasas de mortalidad. El capítulo III efectúa una discusión de la demografía de las poblaciones pasadas y actuales, al tiempo que intenta reconstruir los patrones demográficos anteriores a la llegada de los emigrantes europeos al Nue-

vo Mundo, ligando a su vez dicho patrón con aquellos de mortalidad, fertilidad y migración de las poblaciones actuales de Siberia y del continente americano en su conjunto. Esta variación, así como sus consecuencias evolutivas, se aborda por medio del estudio de los grupos sanguíneos, las proteínas séricas, las proteínas de las células sanguíneas y de los polimorfismos de ADN. El quinto capítulo emplea algunos de los modelos genéticos existentes para caracterizar la variabilidad genética observada en el Nuevo Mundo. De este modo, se examina la estructura de las poblaciones en base al modelo de aislamiento por la distancia, la autocorrelación espacial, mapas genéticos sintéticos y el modelo de fisión-fusión. Finalmente, el último capítulo se centra en la amplia variación morfológica observada entre diversos pueblos, repartidos desde Alaska hasta el extremo de América del Sur, efectuándose un estudio de la morfología corporal (sobre bases antropométricas), el color de la piel, dermatoglifos y la morfología dental.

Se ha dado un mayor énfasis a los indios y esquimales de América del Norte, a los grupos indígenas de América Central y a los grupos fundadores de Siberia. En cambio, se presta una menor atención a las poblaciones de América del Sur debido a la existencia de un libro muy bien escrito por Francisco Salzano y Sidia M. Callegari-Jacques, el cual se encuentra al alcance del lector. La mayor parte de las publicaciones sobre los indios de América del Norte se centran en estudios osteológicos, o bien se hallan totalmente desfasadas.

A lo largo del presente volumen me he referido a los pueblos indígenas del continente americano como amerindios o como indios de América. Esta terminología no pretende ser irrespetuosa ni transmitir matiz peyorativo alguno. He utilizado los términos amerindios, americanos nativos e indios americanos de modo intercambiable, para identificar —por motivos de comunicación— a un grupo particular, del mismo modo que me refiero a europeos, africanos o asiáticos.

A pesar del hecho de que yo solía referirme a los genes, genotipos y fenotipos bajo puntos de vista tradicionales, he creado para el presente volumen un sistema de notación estándar. Además, se ha utilizado el sistema internacional de nomenclatura genética ISGN de 1987. Sin embargo, existen ciertas excepciones a la hora de discutir precisamente los desarrollos de algunos de estos sistemas; en esos casos, se utiliza el sistema que se mostraba adecuado en esa época. Este nuevo sistema de notación minimiza algunas de las ambigüedades asociadas

con el hecho de si el autor se está refiriendo a un locus genético, al genotipo, al fenotipo o a un simple gen. La bibliografía existente sobre este tema contiene un considerable abanico de notaciones y el uso de un sistema estándar internacional debería ayudar a distinguir entre marcadores de productos génicos y haplotipos de ADN.

Existen muchas personas que han contribuido a la oportuna finalización de este libro. Mi esposa Carolynn, al igual que mi hijo Keneth, han hecho posible la consecución de este proyecto al pasar por alto muchos de mis deberes caseros, dejándome así la necesaria libertad para escribir. Durante los últimos cinco años, mis ayudantes de investigación han contribuido a este volumen compilando material bibliográfico, contabilizando dermatoglifos y llevando a cabo algunos análisis. Me gustaría agradecer a Ravi Duggirala, Peggy Irvin y Tony Comuzzie por su ayuda. Algunos colegas o han leído este manuscrito o han querido discutir o criticar algunas de mis ideas con ellos. Entre éstos se encuentran Tibor y Audrey Koertvelyessy, Peter Nute y Rem Sukernik.

Capítulo I

ORÍGENES DE LAS POBLACIONES DEL NUEVO MUNDO

Introducción

Los primeros europeos que tomaron contacto con los aborígenes que habitaban el continente americano fueron los vikingos, en el siglo XI de nuestra era, como consecuencia de sus viajes exploratorios. Dichos pueblos escandinavos dibujaron mapas de unas tierras que se hallaban al oeste de Groenlandia, denominando a esta nueva masa terrestre Vinland. Parece ser que los vikingos visitaban Vinland para recoger maderas, dejando establecidos varios asentamientos, de los cuales existen una serie de evidencias arqueológicas en el yacimiento de L'Anse au Meadow, en Newfoundland. A pesar de todo, estos pioneros no pudieron llevar a cabo la colonización de la región de América del Norte a la que habían llegado y, o bien retornaron a Islandia o bien fueron masacrados por habitantes hostiles del lugar.

Colón, buscando una ruta para acceder a las Indias Occidentales, llegó al Nuevo Mundo en 1492. Sus exploraciones iniciales trajeron a los europeos en busca de oro y especias, encontrándose estos colonizadores una numerosa población nativa que se hallaba distribuida desde las regiones árticas de América del Norte, pasando por las selvas tropicales de la Amazonia brasileña, hasta la Tierra del Fuego, en Sudamérica. Estas poblaciones aborígenes practicaban una amplia variedad de patrones de subsistencia, desde los cazadores-recolectores a los que practicaban la pesca o la agricultura intensiva. En algunas regiones, como el altiplano de México y las tierras altas de Perú, poseían una tecnología agrícola muy sofisticada, capaz de mantener grandes poblaciones, las cuales desarrollaron civilizaciones que rivalizaban con las

existentes en la Europa de aquellos tiempos. Los orígenes de estos pueblos «misteriosos» del Nuevo Mundo han fascinado a los intelectuales europeos durante muchos siglos.

Primeras teorías sobre el origen

Debido al hecho de que Colón no encontró las Indias Orientales, los nativos que allí encontró no eran, obviamente, indios del este. ¿Quiénes eran entonces estos habitantes del Nuevo Mundo? Como la Biblia explicaba la creación y el origen de toda la humanidad, muchos académicos de los siglos XVI y XVII acudían a ella para hallar una respuesta. El Libro Cuarto de Esdras describe las andanzas de las diez tribus de Israel, quienes fueron expulsadas de su tierra de origen por los asirios aproximadamente en el 720 a. C. La iglesia de la Europa del siglo XVI aceptaba a los habitantes del Nuevo Mundo como descendientes de aquellas tribus perdidas. Para sustentar este consenso eclesiástico, los académicos de aquel tiempo reconocían numerosas similitudes de comportamiento entre los judíos y los amerindios. Esta teoría sobre el origen de los indios americanos como descendientes de las llamadas tribus perdidas o «vestigio de la Casa de Israel» reapareció en el siglo XIX en el libro de los Mormones, persistiendo hasta la fecha en la religión mormona.

Los conquistadores de México, junto con los representantes eclesiásticos que les acompañaban, llevaron a Europa informes en los que se mencionaba la existencia de enormes pirámides en Tenochtitlán. La presencia de estas monumentales construcciones, así como de una serie de motivos artísticos (como la representación de la figura humana de perfil) recordaba a los europeos el arte y la arquitectura del antiguo Egipto. De este modo, proliferaron en Europa numerosas teorías y especulaciones extravagantes durante los siglos XVI y XVII, acerca de los posibles movimientos migratorios desde Egipto al continente americano. Una de estas especulaciones postulaba la fundación de Atlántida —una gran masa de tierra en medio del océano Atlántico— por los marineros fenicios. Después de asentarse en Atlántida, una catástrofe volcánica llevaría a los habitantes de la isla a asentarse en el Nuevo Mundo. Puede seguirse una pequeña parte de esta teoría en los viajes de Thor Heyerdahl, los cuales gozaron de gran publicidad, y en los que

empleó réplicas de barcas hechas del juncos del antiguo Egipto para demostrar la posibilidad de la existencia de un contacto cultural entre Egipto y América.

A partir del siglo XVIII, la mayoría de los científicos se han convencido de que los primeros americanos provenían del noreste de Asia. Georges Louis Leclerc, conde de Buffon, un notable naturalista, reconocía semejanzas morfológicas entre los amerindios y varios grupos asiáticos, como los tártaros, los chinos y los japoneses. En sus publicaciones de 1749, concluyó que estas poblaciones asiáticas compartían con los nativos americanos un origen común, y que el Nuevo Mundo se encontraba habitado por asiáticos (Buffon, 1749). De modo similar, Johann F. Blumenbach, un naturalista del siglo XVIII, presentó su primera clasificación de las razas humanas —en 1775— en un volumen titulado *De Genética Humani Varietate Nativa.* En dicha obra subdividía inicialmente a la humanidad en cuatro variedades de razas: caucasoides, mongoloides, indios americanos y africanos, afirmando al mismo tiempo que los indios americanos se habían originado probablemente en el noreste asiático, a partir de los mongoloides. Además, lanzó la hipótesis de que las migraciones habían ocurrido en tiempos distintos y que los esquimales se semejaban más a los mongoloides asiáticos debido a que habían migrado al Nuevo Mundo en épocas más recientes.

Ya en el presente siglo, durante la década de los cuarenta y los cincuenta, se ha sugerido que los antecesores de los amerindios eran producto de una mezcla de dos «ingredientes raciales», concretamente, de caucasoides y mongoloides (Birdsell, 1951). Gracias al éxito que había cosechado con el análisis del origen de los aborígenes australianos, Joseph Birdsell aplicó los mismos criterios tipológicos al estudio del origen de los indios americanos. Su razonamiento consistía en que un componente protocaucasoide, los amurianos —pueblo originario de la región Amur, de Siberia— habrían dado origen a los actuales ainu de Hokkaido, Japón, y a los murrayanos, quienes habrían migrado posteriormente al Nuevo Mundo. El segundo componente racial que contribuía a la creación de los indios americanos era el de los mongoloides, quienes habrían evolucionado como respuesta al frío en las regiones árticas de Siberia. Sin embargo, esta teoría creativa de Birdsell sobre el origen de las poblaciones amerindias estaba «superada por la realidad de los hechos». Al llevar a cabo la comparación entre las frecuencias de marcadores sanguíneos y de

ADN mitocondrial entre los ainu, los europeos y otras poblaciones asiáticas, se encontró que los ainu se parecían genéticamente a los japoneses, mientras que no presentaban ninguno de los marcadores europeos, como cabría esperar en los grupos amurianos (Omoto, 1972: Harihara *et al.*, 1988). De este modo, a pesar de su apariencia hirsuta, los ainu no son descendientes de ningún grupo proto-caucasoide, sino que se trata de japoneses velludos. Concretamente, deben de constituir un grupo de los primeros cazadores-recolectores jamon, quienes deben de haber sido los primeros habitantes de Japón. Así pues, estas evidencias genéticas echan por tierra totalmente la teoría de Birdsell sobre el origen racial múltiple de los indios americanos.

Evidencias científicas de los orígenes de los amerindios

Desde el primer contacto efectuado por los europeos con los pueblos nativos del Nuevo Mundo, se ha ido recopilando un considerable cuerpo de evidencias científicas acerca de los orígenes de estas poblaciones. Dichas pruebas indican afinidades muy grandes, tanto biológicas como culturales, entre las poblaciones del Nuevo Mundo y las poblaciones asiáticas, al tiempo que no deja ninguna duda de que los primeros emigrantes al continente americano procedían de Siberia. Examinaré brevemente algunos de los principales datos que documentan los orígenes asiáticos de estos pueblos. En cualquier caso, estas evidencias no niegan la posibilidad de algunos contactos culturales a pequeña escala entre sociedades amerindias y pueblos marinos asiáticos o procedentes de Oceanía. Las evidencias que apoyan el origen siberiano de las poblaciones del Nuevo Mundo pueden agruparse, a grandes rasgos, en cuatro categorías: 1) evidencias genéticas, 2) parecidos morfológicos, 3) afinidades craneométricas y 4) similitudes culturales.

Evidencias genéticas

Los amerindios se asemejan a los siberianos, así como a otras poblaciones asiáticas, debido a la presencia de varios marcadores ge-

néticos [1] sanguíneos, así como a sus frecuencias. Puede encontrarse una descripción más exhaustiva de estos marcadores genéticos y su empleo para rastrear las afinidades poblacionales y sus orígenes en Crawford, 1973. Las poblaciones amerindias y del noreste de Siberia comparten frecuencias similares respecto a varios grupos sanguíneos, proteínas séricas y loci de enzimas de las células sanguíneas, así como en haplotipos de ADN mitocondrial. Cuando se llevan a cabo comparaciones con otras poblaciones del mundo separadas geográficamente, mediante análisis multivariantes de frecuencias génicas, las poblaciones siberianas o asiáticas tienden a agruparse con las del Nuevo Mundo (véase figura 1). Cavalli-Sforza *et al.* (1988) emplearon un análisis unión media de las distancias genéticas de Nei, para construir un árbol genético basado en 120 alelos a partir de 42 poblaciones de todo el mundo. Para probar la reproductibilidad de la secuencia de las divisiones en el árbol, se utilizó un método autodocimante (bootstrap), el cual constituye una técnica de re-muestreo para la obtención de errores estándar. Este árbol muestra dos ramas principales, la africana y la no africana. La rama de Eurasia del norte se divide en las europeas (caucasianas) y las de Asia del noreste, las cuales incluyen a los amerindios. Así, puede apreciarse en qué medida este método multivariante para el estudio de las afinidades poblacionales revela la proximidad genética entre los amerindios y los grupos asiáticos.

Algunos marcadores genéticos aparecen únicamente en las poblaciones del Nuevo Mundo y del noreste asiático. Entre éstos se encuentran los siguientes: el alelo Diego, DI*A; el alotipo gammaglobulina, GM*AT; el factor XIII, B*13; la transferrina TF*C4 y los alelos del complemento C6*B2. A pesar de que el gen Diego DI*A no se halla siempre presente en todos los grupos amerindios, cuando aparece, sólo lo hace dentro de los grupos de los indios americanos o de los grupos asiáticos. La frecuencia del haplotipo de inmunoglobulina GM*AT en las poblaciones asiáticas alcanza el 50 por ciento en Mongolia Central, si bien se encuentra con una frecuencia más baja en los grupos de los indios de América del Norte. Se tienen menos datos acerca de la dis-

[1] El término marcador genético se restringirá en el presente libro a características genéticas discretas y segregadoras que caracterizan a las poblaciones por virtud de su presencia, ausencia o alta frecuencia en algunas poblaciones y baja frecuencia en otras (Crawford, 1973).

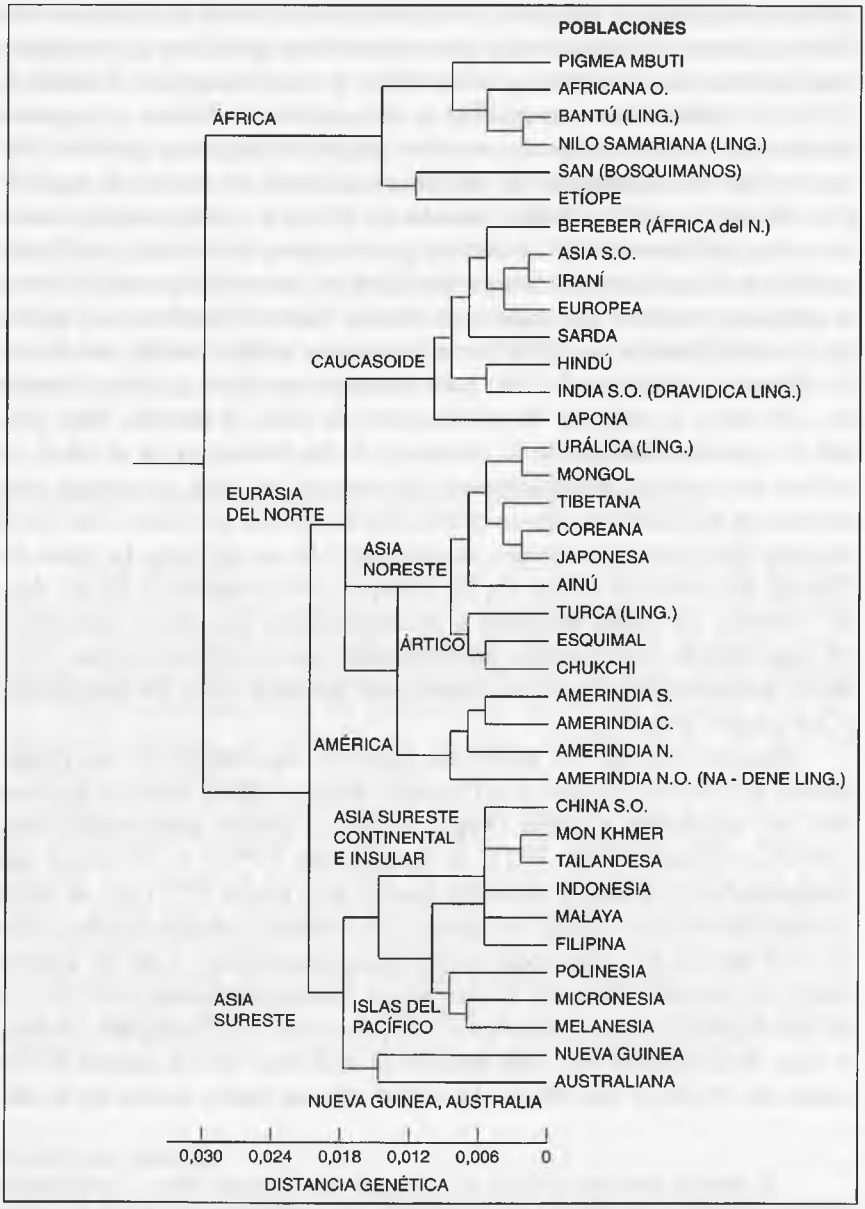

Figura 1. Dendrograma que reconstruye la evolución humana, basado en 120 alelos (de Cavalli-Sforza, *et al.*, 1988).

tribución geográfica de los alelos del complemento B2 y del factor XIII, B*13, no obstante, la información preliminar existente sugiere que estos alelos aparecen en frecuencias altas tanto en los amerindios como en los grupos asiáticos (en el capítulo IV de este volumen se incluye una discusión más completa acerca de los marcadores genéticos).

Muchos de los otros sistemas genéticos, por ejemplo los antígenos de leucocitos humanos (HLA), los diferentes grupos sanguíneos e incluso los haplotipos de DNA mitocondrial asiáticos, aparecen en alguna otra población del planeta pero con diferente frecuencia. Por ejemplo, el marcador de ADN mitocondrial más común de los amerindios, el polimorfismo de fragmento de restricción (RSLP) HincII morph 6, aparece en bajas frecuencias en las poblaciones asiáticas (Schurr *et al.*, 1990). Estas diferencias en las frecuencias de algunos de los marcadores genéticos no constituyen ninguna sorpresa, ya que las poblaciones amerindias contemporáneas son el resultado de pequeños grupos antecesores, de la ocurrencia de episodios históricos únicos y, posiblemente, de la acción de la selección natural a lo largo de un período de entre 15.000 a 40.000 años.

Tanto las poblaciones asiáticas como las del Nuevo Mundo muestran una alta incidencia de cera seca o rígida en el oído (cerumen), en vez de la cera viscosa o húmeda que se encuentra presente en la mayoría de las poblaciones del mundo. La presencia o ausencia del fenotipo cerumen seco se encuentra bajo el control genético de un locus simple con dos alelos (Matsunaga, 1962). Este tipo de cerumen ha sido asociado a un incremento de riesgo de padecer otitis media (infección del oído medio), que es especialmente común entre las poblaciones árticas a ambos lados del estrecho de Bering (Pawson y Milan, 1974). McCullough y Giles (1970) observaron que existía una relación entre la temperatura media de condensación invernal y la prevalencia del tipo de cerumen húmedo. Así, propusieron una posible ventaja selectiva para la incidencia alta de cerumen húmedo en climas cálidos, sugiriendo que presenta complicaciones asociadas, como la otitis externa, que es más frecuente en las áreas tropicales del planeta. Cuando me encontraba efectuando trabajos de campo en Alaska y Siberia, puede observar numerosos casos de infecciones de oído medio, al tiempo que los funcionarios médicos de salud pública me informaron que la otitis media era una de las primeras causas de enfermedad en la región. Así mismo, de acuerdo con el informe de los Servicios de Salud para los

Indios (IHS) de 1989, el diagnóstico más común que se hacía a los pacientes varones que efectuaban visitas a las clínicas del IHS o a los hospitales era la otitis media, con un total de 109.124 casos encontrados en los Estados Unidos.

Parecidos morfológicos

Las poblaciones asiáticas comparten una serie de características morfológicas visibles con las poblaciones amerindias. Estas características son las siguientes: cabello lacio y negro, naturaleza relativamente lampiña, con barbas despobladas y vello corporal más bien escaso (con la excepción de los ainu de Hokkaido, quienes presentan a menudo una considerable cantidad de pelo en sus barbas), mancha sacra mongoloide, arrugas pequeñas en la frente y anchos arcos cigomáticos, lo cual hace que parezcan poseer mejillas altas y huesudas. El rostro es relativamente plano, en el que se presenta, en algunos indios americanos y en la mayoría de las poblaciones asiáticas, un pliegue ocular que cubre al menos la esquina interna (canthus) y, a menudo, todo el margen libre del párpado superior. Estos pliegues que circundan el canthus proporcionan al ojo una apariencia distintiva. Finalmente, existe una variación individual considerable dentro de todas las características enunciadas, tanto en las poblaciones amerindias como en las siberianas (véase el capítulo VI para una discusión de las variaciones morfológicas).

Las pruebas que aportan las características dentarias apoyan en un grado considerable el origen asiático de los amerindios y de los esquimales. Los incisivos presentan forma de pala en el 50-100 por ciento de las poblaciones asiáticas y del Nuevo Mundo, en contraste con los grupos europeos y asiáticos, donde esta característica dentaria es extremadamente rara (Turner, 1987). La aparición de los incisivos en forma de pala varía entre el 0 y el 10 por ciento, en África y en Europa, y entre el 20 y el 40 por ciento en el sureste de Asia. Además, Turner ha descrito la presencia de primeros molares inferiores con tres raíces en grupos asiáticos, esquimales y amerindios, con una frecuencia que varía entre el 6 y el 41 por ciento. La incidencia más alta de molares con tres raíces se hallan en las muestras de esquimales de las islas Aleutianas (27 a 41 por ciento), mientras que la más baja se halla en las

muestras de los amerindios tanto del norte como del sur (6 a 11 por ciento). Puede observarse pues, que las evidencias dentarias apoyan con fuerza la hipótesis del origen asiático de los amerindios.

Afinidades craneométricas

Howells (1989) ha observado en un análisis multivariante de muestras de medidas craneales recogidas en 26 localidades geográficas diferentes, una afinidad muy estrecha entre las poblaciones siberianas, asiáticas y del Nuevo Mundo. En su experimento practicó un total de 57 mediciones de cada una de las muestras craneales que representaban la variación humana en todo el mundo anterior a la expansión europea de 1492. Así, el Nuevo Mundo estaba representado por muestras procedentes de Arikara (Dakota del Sur), isla de Santa Cruz (California) y distrito de Yauos (Perú). Por su parte, Siberia se hallaba representada tan sólo por los buriatos. Las muestras provenientes de Hokkaido, del norte de Kyushu y de la isla Hainan, proporcionaron la caracterización asiática. Como resultado, los buriatos se agrupaban con los arikara, mientras que las muestras craneales provenientes de Asia tendían a agruparse con las de las poblaciones asiáticas. Estos resultados indican sin duda que los amerindios se parecen craneométricamente a las poblaciones asiáticas, apoyando al mismo tiempo el origen siberiano de las poblaciones del Nuevo Mundo.

Similitudes culturales

Los siberianos que cruzaron Beringia, hace aproximadamente más de 30.000 años, eran probablemente cazadores y trajeron consigo las ricas tradiciones de Asia. Sin embargo, a medida que los descendientes de estos primeros grupos se fueron diseminando geográficamente, sus hábitos culturales, así como la biología propiamente, dicha tuvieron que responder a las nuevas condiciones ambientales que iban encontrando. ¡Obviamente, los descendientes de los cazadores de las zonas árticas no siguen vistiendo pieles cuando su nuevo lugar de residencia se convierte en la jungla del Amazonas! Así, a lo largo de esos 30.000 o más años en el Nuevo Mundo, cada población tuvo que adaptarse

cultural y biológicamente a unas condiciones ambientales determinadas. Unas pocas tradiciones o prácticas culturales procedentes de Siberia han persistido en los grupos amerindios hasta la llegada de los exploradores europeos, no obstante, la mayor parte de las culturas de los pueblos del Nuevo Mundo lleva la etiqueta «Fabricado en América». Las similitudes que se enumeran a continuación entre las culturas de las poblaciones nativas de Siberia y las del Nuevo Mundo deben de haber sido llevadas al continente americano y han persistido hasta muy recientemente. Con ello no pretendo decir que las expresiones culturales no puedan volverse a inventar *in situ*, ni que todas las similitudes culturales requieran una explicación basada en principios de difusión.

La mayor parte de las sociedades de Siberia y del Nuevo Mundo presentan los siguientes fenómenos culturales (Underhill, 1957): 1) creencia en espíritus así como una necesidad de aplacarlos cada cierto tiempo mediante rituales ocultos. Los espíritus de los animales, plantas y de los fenómenos naturales han sido parte de los sistemas de creencias de estas culturas; 2) los hechiceros se encuentran vivamente presentes tanto en Siberia como en el Nuevo Mundo. Estos hechiceros obtenían su poder visionario a partir de un contacto directo con lo sobrenatural y su principal función en estas sociedades era la de curar enfermedades; 3) tanto las llanuras del medio oeste de los Estados Unidos como la taiga siberiana presentan viviendas similares tanto por los materiales como por el tipo de construcción. Yo me quedé especialmente sorprendido por las similitudes que pude observar entre los «chuums» de los evenks, que viven del pastoreo de renos en Siberia, con los «tepees» de los indios de las llanuras; 4) los calendarios de varas eran utilizados a ambos lados del estrecho de Bering. De acuerdo con Alexander Marshack (un notable arqueólogo/paleontólogo) el calendario de varas representa un antiguo sistema de observación astronómico. Afirma que los amerindios han conservado esta tradición proveniente de Asia y que daría lugar, eventualmente, al desarrollo de aparatos tales como los marcadores de solsticios. Se cree que, al igual que los amerindios, las tribus neolíticas de Siberia registraban los meses lunares y que dieron lugar a dichos meses a partir de ciertas actividades culturales.

La lista de similitudes culturales no ha pretendido ser en modo alguno exhaustiva, pero proporciona unos cuantos ejemplos de la posible conexión cultural existente a través del estrecho de Bering. Al

considerarse todas las similitudes culturales, genéticas y morfológicas entre las poblaciones de Siberia y las del Nuevo Mundo, la única conclusión razonable que puede desprenderse es que los esquimales y los amerindios descienden de cazadores siberianos que cruzaron el estrecho de Bering. Estos primeros emigrantes vinieron al Nuevo Mundo caminando, a través de una lengua de tierra que actuaba como puente entre los dos continentes, o remando, en barcas o balsas, o bien en trineos a través del mar de Bering cuando éste se encontraba congelado. Ya que sabemos «quiénes» son los amerindios y «de dónde» proceden, los siguientes rompecabezas que vamos a explorar son los que responden al «cuándo» y «cuántos» vinieron.

Entorno ecológico

La ecología que presentaba la región noreste de Siberia y del noroeste de Alaska, a lo largo de diferentes etapas del pleistoceno, proporciona diversas claves relativas a cuáles fueron las vías de entrada más probables para el poblamiento del Nuevo Mundo. Las llamadas «ventanas» se han definido a partir de las glaciaciones más importantes, que interrumpieron el ciclo normal de cantidad de agua devuelta al mar por las precipitaciones. Así, durante las épocas del avance glaciar, una gran cantidad de agua se hallaba almacenada en forma de hielo, provocando una disminución del nivel del mar, que llegó en ocasiones hasta los 100 metros (Hopkins, 1979). Durante el máximo nivel de la última glaciación (Wisconsin), ocurrida en un período de tiempo que va desde hace 70.000 años hasta hace 12.000 años, quedó expuesto un puente de tierra sobre el estrecho de Bering, uniendo Siberia y Alaska (Hopkins, 1979). Este puente natural, al cual los geólogos se refieren como Beringia, poseía una longitud de aproximadamente 1.500 kilómetros, y constituía un fácil acceso para que poblaciones humanas realizasen movimientos migratorios hace unos 75.000 y 11.000 años. Estos períodos que otorgaron una mayor probabilidad para los flujos migratorios no implican que el Nuevo Mundo estuviera completamente separado de Siberia durante los períodos menos fríos, y que los movimientos migratorios fueran entonces imposibles. De hecho, el estrecho de Bering puede no haber constituido una barrera efectiva para las migraciones humanas. Durante mis trabajos de campo en Wales, Alas-

ka, se me presentaba claramente la imagen de Siberia en los días claros, tanto desde el lado de Alaska como desde las islas Diomede (situadas en el estrecho de Bering, justo a mitad de camino entre Siberia y Alaska). Los caribúes y los zorros se mueven con entera libertad desde Siberia y Alaska a las islas Diomede. Especialmente durante los inviernos más fríos, el mar que se halla entre Siberia y Alaska se congela, siendo lo suficientemente firme para caminar por encima o deslizarse con trineos tirados por perros. A pesar de las barreras y fronteras políticas que separan los Estados Unidos de la Unión Soviética, observé que existían evidencias de un intercambio semejante entre los esquimales a ambos lados del estrecho de Bering, a través del mar congelado.

Dos lenguas gigantes de hielo actuando conjuntamente durante los períodos de máxima glaciación pueden haber actuado de barreras naturales contra las migraciones humanas (véase figura 2). Estos dos glaciares son: 1) la lengua occidental de la cordillera que se hallaba centrada en las montañas de la Columbia Británica (Canadá) y que se extendía por el valle del río Columbia hasta las islas Aleutianas y 2) la lengua glaciar de Laurentia, que cubría aproximadamente 10 millones de kilómetros cuadrados en la fase máxima del glaciar, extendiéndose desde el valle del río Ohio al norte, hasta el océano Ártico y hasta el océano Atlántico, hasta las laderas orientales de las Montañas Rocosas y hasta Alberta central y septentrional. Estas dos extensiones gigantes de hielo poseían aproximadamente 2.500 metros de esposor y, al alcanzar sus máximos, deben de haberse fusionado, cerrando así un corredor libre de hielos que unía Alaska con las praderas centrales. Durante este período de fusión, tuvo que resultar imposible para los primeros americanos trasladarse desde Alaska hasta las praderas centrales a través de una ruta interior. Lo más probable es que estos dos glaciares hayan confluido durante los máximos de la glaciación Wisconsin, ocurridos hace unos 18.000 a 15.000 años y hace unos 65.000 a 62.000. No se sabe con certeza si las poblaciones siberianas cruzaron realmente la estrecha franja sin hielo que quedaba entre los glaciares. Fladmark (1980) sugiere que esta franja era de tamaño insuficiente para contener en su interior la caza indispensable para mantener a los cazadores siberianos durante el viaje desde Alaska hasta las praderas centrales. Una ruta alternativa a lo largo de la costa del noroeste de América del Norte podría haber sido un camino posible, debido a la presencia de caza sufi-

ciente en los refugios costeros, que se encontraban libres de nieve. Sin embargo, esta teoría supone el uso de barcas por los cazadores siberianos de hace 30.000 años, para trasladarse a lo largo de la costa. Aunque esta sugerencia no es demasiado descabellada, ya que el poblamiento de Australia, 40.000 años antes, sí que requirió técnicas de navegación en mar abierto por parte de los migradores asiáticos. Hasta la fecha, ninguna excavación arqueológica realizada en aquellos refugios han revelado que hayan sido habitados por poblaciones humanas pasadas.

La edad de hielo finalizó repentinamente entre hace 12.000 y 9.000 años, provocando una serie de importantes cambios en el clima, la geología, la fauna y la flora. En particular, hubo una serie de cambios en la fauna y la flora posterior al Wisconsin, en donde una larga lista de especies desaparecieron del registro fósil. Aproximadamente, el 90 por ciento de los grandes mamíferos (70 especies) se extinguieron. Este hecho permitió postular a Paul Martin (1973) la «hipótesis de la excesiva capacidad de matar» (overkill hypothesis), manteniendo que los amerindios que cargaban proyectiles estriados (denominados Clovis, por el nombre del yacimiento en donde fueron hallados), fueron en parte responsables de la extinción masiva de los grandes mamíferos. De este modo, propuso que la llegada de unos cazadores extremadamente eficientes procedentes de Siberia había dado como resultado una caza excesiva y una exterminación de los mamíferos del pleistoceno. Muchos arqueólogos y biólogos critican esta hipótesis ya que no tiene en cuenta las principales modificaciones ambientales, como el calentamiento asociado a la finalización del pleistoceno. Dichos cambios climáticos produjeron una modificación de la flora, teniendo como consecuencia un cambio de la fauna de la era pos-glacial del Nuevo Mundo que, a su vez, habría provocado la extinción de los grandes mamíferos.

Cronología de Siberia y poblamiento del Nuevo Mundo

Otra pieza importante dentro del rompecabezas del poblamiento del Nuevo Mundo la constituye la cronología de la entrada de homínidos o humanos en Siberia. Obviamente, si Siberia no se encontraba habitada hasta tiempos recientes, una expansión humana anterior hacia

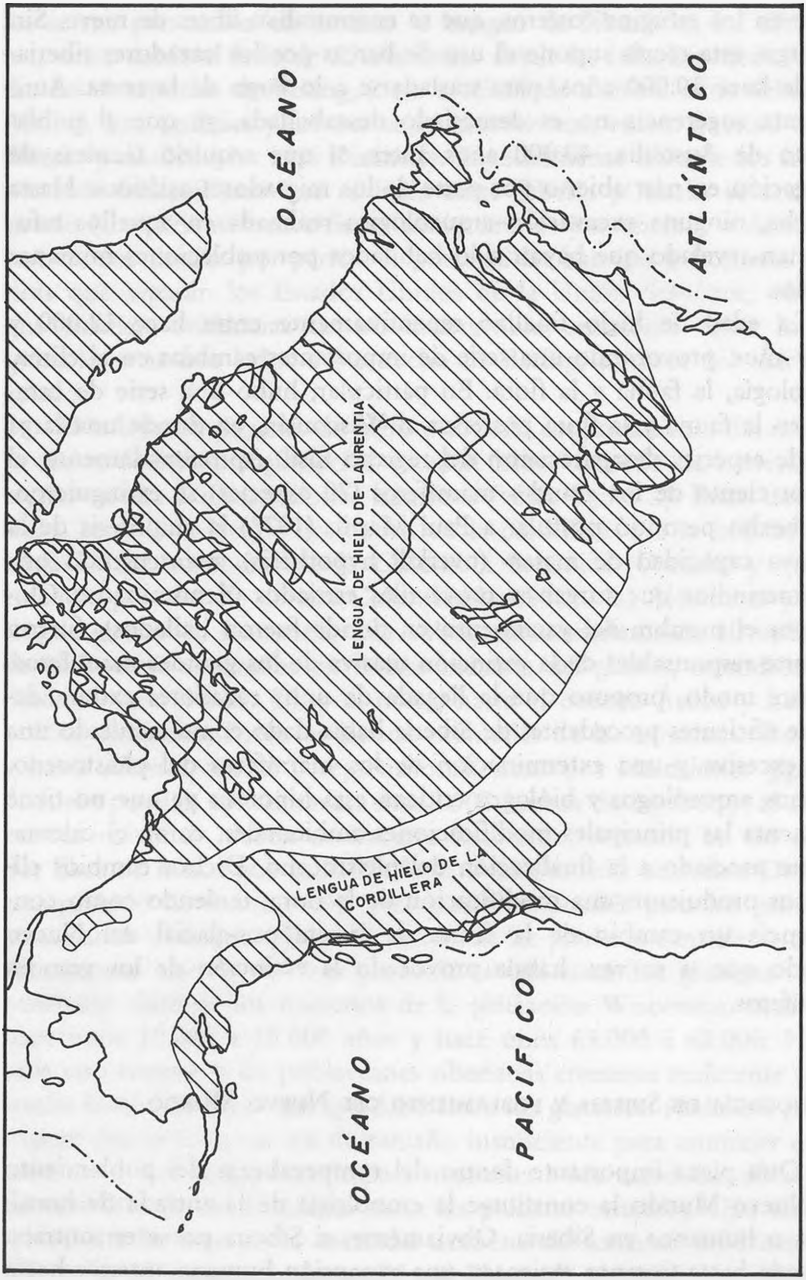

Figura 2. Máximo glacial durante la glaciación Wisconsin. La línea de costa en tiempos de la máxima glaciación se encuentra indicada por las líneas intermitentes.

el Nuevo Mundo era cronológicamente imposible. Sin embargo, las excavaciones llevadas a cabo por un arqueólogo soviético, Mochanov (1978), sugieren que existían poblaciones humanas en el noreste de Siberia hace unos 35.000 años. Sus investigaciones le han permitido describir una cultura siberiana –la cultura dyuktai– que poseía un patrón de subsistencia basado en la caza de mamuts, rinocerontes lanudos, bisontes y otra fauna pleistocena (Michael, 1984). Mochanov ha dado a conocer, hasta la fecha, un gran número de yacimientos de estos dyuktai, datados mediante radiocarbono, y que se hallan repartidos ampliamente a lo largo de la región noreste de Siberia. Así mismo, ha descubierto una serie de utensilios de piedra cerca del río Lena, que parecen poseer una antigüedad superior al millón de años. Una entrada tan prematura en Siberia, probablemente procedente de China, supone que un homínido, *Homo erectus,* se expandiese geográficamente en la zona ártica en un período de tiempo muy lejano. Además, si se toman en cuenta las pruebas aportadas por el ADN mitocondrial, aceptándose la «hipótesis de Eva», los primeros pobladores de Siberia tuvieron que ser reemplazados más tarde por *Homo sapiens* modernos. La mayoría de los investigadores son extremadamente escépticos acerca de la fecha y de la naturaleza verdaderamente homínida de estos utensilios. De hecho, existen guijarros fracturados mediante procesos geológicos naturales que a veces parecen hechos por el hombre. Además, existen algunas cuestiones acerca de si estos hombres primitivos poseían la tecnología suficiente para poder subsistir en los ambientes extremos del Ártico.

Si los humanos se hallaban presentes en Siberia hace unos 35.000 a 40.000 años, tuvieron entonces la oportunidad de expandirse hacia el Nuevo Mundo en fechas anteriores a los 12.000 ó 13.000 años. ¿Qué tipo de movimiento se efectuó hacia el Nuevo Mundo? Tal como sugieren varios arqueólogos, pequeños grupos de poblaciones siberianas seguirían a las manadas de la fauna pleistocena hasta el Nuevo Mundo, permaneciendo posteriormente en estas tierras. ¿Existen algunas pistas procedentes de poblaciones colonizadoras pasadas o contemporáneas, tales como el tipo de dinámica de poblamiento de un continente inhabitado, que puedan ser aplicadas a América?

Puede tomarse como punto de partida los estudios previos efectuados sobre grupos cazadores-recolectores, que indican que tales sociedades delimitaban normalmente territorios que poseen un área

suficiente para permitir recoger los alimentos necesarios para su supervivencia. Basado en el modelo de los aborígenes australianos, el tamaño de los territorios está en función de la abundancia de la fauna y la flora (Birdsell, 1941). Del mismo modo, los tamaños de los territorios de los antiguos cazadores de la zona ártica de Siberia eran, con toda seguridad, el resultado de la disponibilidad de la flora y fauna del pleistoceno, así como de la capacidad extractiva de estos grupos. A juzgar por las evidencias arqueológicas de Siberia, hubo una expansión geográfica de grupos humanos hacia el noreste de Siberia hace aproximadamente entre 40.000 y 35.000 años. Precisamente, esta expansión habría sido posible gracias al desarrollo tecnológico y cultural de los instrumentos de los cazadores siberianos, así como a los avances culturales que les capacitaron para enfrentarse al frío extremo. Con la existencia de un puente de tierra de 1.000 kilómetros de largo, es muy probable que los grupos de cazadores siberianos se expandiesen hacia el Nuevo Mundo durante una de las oportunidades otorgadas por la aparición de «ventanas», definidas en base a la disminución del nivel del mar y, posiblemente, por la existencia de un corredor interior carente de hielos.

Las teorías demográficas proporcionan algunas ideas, tales como la dinámica de las poblaciones colonizadoras o en proceso de expansión. Dada una extensión de tierra «virgen» que posea flora y fauna que no haya sido previamente explotada, las cantidades de alimentos deben ser ilimitadas. Esta abundancia de alimentos en el territorio en donde se encuentra inmersa la población debería reducir la mortalidad debida a la escasez, al tiempo que se mantiene la tasa de fertilidad. Si se les compara con agricultores sedentarios, estos grupos deben de haber tenido unas tasas de mortalidad muy bajas debido a enfermedades infecciosas, ya que sus movimientos periódicos dentro de sus propios territorios hacían que se impidiese la acumulación de aguas residuales y la consiguiente contaminación tanto del agua como de los abastecimientos alimenticios. Bajo estas condiciones, las poblaciones colonizadoras incrementan su tamaño notablemente y, como la unidad de caza se hace demasiado grande para su territorio, se lleva a cabo una ruptura. Las poblaciones resultantes de dicha ruptura se sitúan en un nuevo territorio. Así, pues, estos grupos cazadores se expandieron geográficamente dentro del Nuevo Mundo, sin darse cuenta que habían cruzado el puente de tierra sobre el estrecho de Bering. La dinámica represen-

tada por este modelo de expansión poblacional, sin la necesidad de tener que seguir a las manadas por todas partes, consituye un modelo de colonización más razonable. Se pueden seguir dinámicas de tipo similar en las poblaciones de caribes negros pescadoras y horticultoras, que se expandieron en número a lo largo de la geografía, a partir de un grupo de menos de 2.000 individuos que residían en una única población, hasta alcanzar aproximadamente los 100.000 habitantes en un total de 54 poblados, todo ello en menos de 190 años (Crawford, 1983).

¿Cuándo se expandieron estas poblaciones siberianas hacia el Nuevo Mundo? ¿Ocurrió de una vez, hace entre 13.000 y 12.000 años o pudieron algunos grupos llegar, quizás, mucho antes hace 30.000 ó 40.000 años? ¿Cuáles son las pruebas culturales y las evidencias óseas que dalatan la existencia de antiguas poblaciones humanas del Nuevo Mundo hace más de 12.000 años?

Evidencias arqueológicas

Existen diversas «escuelas de pensamiento arqueológico» respecto al modo en que se llevó a cabo el paso hacia el Nuevo Mundo. Una de ellas, que parece ser aceptada por una mayoría, interpreta las evidencias arqueológicas de modo tal que otorgan una fecha tardía para el poblamiento de América, aproximadamente entre 11.000 y 14.000 años (Meltzer, 1989; Haynes, 1969). Sin embargo, existen otros investigadores que afirman que hay suficientes pruebas para datar la entrada de esas poblaciones en el Nuevo Mundo entre hace 30.000 y 40.000 años (Guidon y Deibrias; Bryan, 1978; Adovasio y Carlsile, 1986). Del mismo modo, hay unos pocos investigadores que han propuesto que el poblamiento del continente americano se realizó entre hace 50.000 y 100.000 años (Krieger, 1964; Dillehay y Collins, 1988; Leakey *et al.*, 1972). La mayor parte de las pruebas citadas por estas tres corrientes de pensamiento son de tipo cultural y se refieren a la existencia de una cultura puntual pre-clovis (Krieger, 1964; MacNeish, 1976). El hecho de que se dependa tanto de la datación de los útiles culturales se origina por la falta de restos óseos excavados que arrojen fechas anteriores a 12.000 años atrás.

Hasta los años veinte, algunos arqueólogos y antropólogos concluían que las evidencias materiales de estas culturas, así como los esqueletos encontrados, indicaban que las poblaciones habían llegado al Nuevo Mundo con posterioridad a los 5.000 años. Entre estos investigadores, destacaban A. Hrdlička (1917) y W. H. Holmes (1925). Sin embargo, a mediados de esa década, algunos yacimientos de la región sureste de los Estados Unidos revelaron la asociación que existía entre puntas de proyectiles y restos óseos de mamíferos del pleistoceno. El más notable de éstos lo constituye el yacimiento de Folsom, Nuevo México, donde se descubrió, en 1927, una punta de proyectil entre las costillas de un rinoceronte del pleistoceno. El descubrimiento de Folsom desplazó la fecha de la llegada humana al Nuevo Mundo a unos 12.000 años atrás. El desarrollo de las técnicas de datación mediante radiocarbono confirmaron más tarde los orígenes pleistocenos de los primeros americanos, dando unas fechas para los pocos restos indios paleontológicos existentes de entre 10.000 y 11.000 años. A partir de las evidencias arqueológicas pudo llevarse a cabo la reconstrucción del patrón de subsistencia de los paleoindios, el cual se encontraba basado en la caza mayor, abatiendo piezas de la fauna pleistocena (piezas tales como bisontes gigantes de cuerno largo y mamuts).

Varios arqueólogos y paleontólogos han propuesto un poblamiento del Nuevo Mundo en épocas muy lejanas, entre 50.000 y 100.000 años. Estas teorías suponen que homínidos anteriores al *Homo sapiens* se habrían trasladado a América. Aunque no existe ni una simple evidencia que apoye este poblamiento tan prematuro, han sido hallados restos de *Homo erectus* de hace 500.000 años en el yacimiento de Zhoukoudian, al norte de China. Además, Mochanov afirma que existe un yacimiento en el noreste de Siberia de más de un millón de años de antigüedad. El yacimiento de Calico Hills, en California, excavado por Simpson y Leakey inicialmente en 1964, reveló la presencia de instrumentos y piedra datados en 200.000 años. Geólogos y arqueólogos han desacreditado este yacimiento concluyendo que las llamadas hachas sencillas, encontradas en suelos aluviales en donde la tierra no está asentada, sean probablemente «hechos naturales», esto es, roca fracturada mediante procesos geológicos. Otro yacimiento que ha sido utilizado para probar la hipótesis del poblamiento prematuro es el de la cuenca del Old Crow, en el territorio Yukón. En este yacimiento se encontraron una serie de instrumentos de hueso datados en primer lu-

gar en unos 30.000 años. Sin embargo, dataciones recientes efectuadas mediante el método de radiocarbono acelerado sugieren una fecha de tan sólo 1.300 años. Mediante técnicas de racemización de aminoácidos, se llevó a cabo la datación de los yacimientos Del Mar y Sunnyvale, en California, encontrándose una antigüedad de entre 48.000 y 70.000 años (Bada *et al.,* 1974). Sin embargo, Bischoff y Rosenbauer (1981) han vuelto a datar estos yacimientos utilizando análisis de series de uranio, concluyendo que los restos de esqueletos poseen una antigüedad menor, entre 11.000 y 8.300 años, respectivamente. MacNeish (1976) subdividió la probable existencia de *Homo sapiens* en el Nuevo Mundo en cuatro etapas. En la primera etapa, postulaba que los siberianos habían atravesado el puente de tierra hace 70.000 años con un error aproximado de ± 30.000 años, y que eran posiblemente colectores de caza mayor antes que cazadores. Sin embargo, no ha proporcionado suficientes pruebas para corroborar su teoría, si bien mantiene que los primeros americanos pueden caracterizarse por una tradición de instrumentos como las hachas de mano y bifacies no especilizadas.

La mayor parte de los arqueólogos continúan adhiriéndose, por la interpretación de los restos fósiles y culturales existentes, a que el Nuevo Mundo fue poblado en una fecha no anterior a los 12.000 años. Esta conclusión se basa en el hecho de no haberse hallado hasta la fecha restos fósiles humanos anteriores a dicho año y que todos los yacimientos que se ha pretendido que poseen una antigüedad mayor, presentan algunas imperfecciones asociadas con las técnicas o los métodos de excavación. Roger Lewin (1987), en un artículo de la revista *Science* efectuaba la siguiente pregunta «¿qué es lo que se necesita para demostrar que un yacimiento es realmente antiguo?». Los criterios otorgados por el arqueólogo Donal Grayson incluyen los siguientes: 1) el yacimiento debe poseer instrumentos o huesos humanos que no puedan ser puestos en duda; 2) el material humano debe encontrarse en estratos que no se encuentren degradados; 3) las dataciones deben considerarse seguras más allá de cualquier duda razonable; 4) la excavación y la publicación de los datos acerca del hallazgo de un yacimiento deben encontrarse disponibles para que los investigadores puedan evaluar las pruebas y determinar si se han cumplido estas pautas. Apoyándose en estos criterios, Lewin afirma que los yacimientos de Clovis entran dentro de estos supuestos y pueden considerarse como verdaderamente viejos, mientras que el yacimiento de Meadowcroft se

halla bastante cerca de cumplir dichos requisitos. De la plétora de nuevos yacimientos descubiertos en América del Norte y América del Sur durante la pasada década ¿existen algunos que cumplan estos criterios enunciados y puedan considerarse, de modo legítimo, que posean una edad superior a los 12.000 años?

Al menos dos, y posiblemente tres yacimientos, aparecen como candidatos prometedores para proporcionar las pruebas de una existencia anterior de los amerindios (hace más de 12.000 años) en el Nuevo Mundo. Estos yacimientos son:

El abrigo rocoso de Meadowcroft

Este yacimiento fue excavado por James Adovasio junto a un numeroso equipo de especialistas durante los 70 (Adovasio y Carlisle, 1986). La excavación, situada en Pennsylvania, a menos de 80 kilómetros al sur de los hielos glaciares, está enclavada bajo una roca de arena con una longitud de 17 metros y una profundidad de unos 7 metros. El carbón procedente de las hogueras fue datado en unos 15.120 años. El instrumento más antiguo datado directamente con C-14 perteneciente a este yacimiento, un resto carbonizado de una parte de una cesta o tejido, posee 19.600 ± 2.400 años de edad. Algunos investigadores escépticos afirman que el carbón debe haber sido contaminado por aguas subtérraneas, a pesar de tratarse de un yacimiento en donde se ha llevado a cabo una buena excavación y descripción, con ocho dataciones de radiocarbono que van desde los 19.600 a los 12.800 años. Además, Adovasio afirma que la contaminación es poco probable, ya que hubiera desordenado la perfecta secuencia de dataciones, de la más antigua a la más reciente, siguiendo la secuencia de los estratos, de los inferiores a los superiores (Lewin, 1987).

El yacimiento de Monte Verde en Chile

Este yacimiento formaba parte de una turbera y es investigado por T. Dillehay desde 1976 (Dillehay, 1987). Hasta la fecha ha excavado dos yacimientos que se encuentran a lo largo de los afluentes del río Maullin. El primero se encuentra en el río Chinchihuapi, y el

segundo se halla en el mismo cauce, ligeramente separado del anterior. El primer yacimiento ha proporcionado restos de estructuras de madera, una huella humana y carne de mastodonte, todo ello en orden estratigráfico y datado con una antigüedad de alrededor de 13.000 años. En el segundo yacimiento se han encontrado unos cimientos, un hueso de mastodonte, fragmentos de pieles de diversos animales, útiles de piedra y madera trabajada. Dillehay interpreta este yacimiento como un lugar en donde sus habitantes preparaban la carne, ocultaban a los animales y fabricaban sus herramientas de piedra. Las dataciones efectuadas con radiocarbono de los restos de carbón pertenecientes aparentemente a tres hogueras, arrojan una edad de unos 34.000 años. La implicación más importante que se desprende de los hallazgos del yacimiento de Monte Verde es que la entrada al Nuevo Mundo debe haberse efectuado con anterioridad a la aparición de los cazadores de grandes manadas con puntas de proyectiles de piedra estriadas, esto es, hace más de 12.000 años. La preservación de los útiles de madera, los restos de las estructuras de madera y los residuos de un período cultural de hace 13.000 años, permiten reconstruir los patrones de subsistencia de estos antiguos americanos, los cuales no se basaban en la caza de grandes manadas, sino que llevaban a cabo tanto actividades de caza como de recolección.

El yacimiento de Boqueirao da Pedra Furada

Este yacimiento brasileño fue excavado primeramente por el arqueólogo francés N. Guidon (Guidon y Delibrias, 1986). Se trata de un refugio de piedra que contiene cinco niveles sedimentarios distintos, cada uno de ellos con diversos útiles y restos de hogueras. Los niveles superiores han sido datados en unos 8.000 años, mientras que los estratos inferiores han sido datados en unos 32.000 (Guidon y Delibrias, 1986). Este yacimiento parece contribuir a las interpretaciones recientes que postulan la entrada de los primeros amerindios en el Nuevo Mundo hace 42.000 años. Esta fecha se basa en la premisa de que para que los indios de América del Sur pudiesen alcanzar Chile y Brasil hace 33.000 años, la migración inicial tuvo que haber tenido lugar 7.000 u 8.000 años antes.

Existen otros yacimientos diferentes que pueden mostrar una fecha anterior a 12.000 años, no obstante, persisten varios interrogantes con respecto a estas dataciones y a las técnicas de excavación. En Sudamérica hay tres yacimientos que pueden reunir las condiciones necesarias para ser considerados anteriores a la cultura clovis: la cueva de los Toldos, en Argentina, Tagua-Taqua, en Chile y Taima-Taima en Venezuela. Además, existe un cuarto yacimiento (la cueva del Guitarrero, al norte del Perú), que ha sido excavado por T.F. Lynch y sus colegas, los cuales obtuvieron una datación mediante radiocarbono de 12.560 años. La existencia tan antigua de pobladores humanos sugiere asimismo la existencia de poblaciones pre-clovis en el Nuevo Mundo. El estrato datado en este último yacimiento posee una mandíbula y un diente humano (Lynch y Kennedy, 1970).

Con todos estos yacimientos anteriores a la cultura clovis, esparcidos geográficamente desde Alaska hasta la Argentina, ¿por qué no se han encontrado restos fósiles hasta la fecha? Una explicación propuesta es que las condiciones geológicas anteriores a hace 12.000 años eran desfavorables para la preservación de restos humanos. Sin embargo, existen una gran cantidad de restos óseos de especies de macromamíferos del mismo período. Sin lugar a dudas, la densidad de población de los primeros habitantes americanos era muy baja, aunque se han podido localizar en varios yacimientos herramientas e incluso utensilios de madera. ¿Acaso estos primeros habitantes del Nuevo Mundo depositaban a sus muertos en la superficie, tal como sucede a menudo entre las poblaciones del Ártico?

¿La nueva síntesis?

Hace pocos años se alcanzó un consenso multidisciplinar aparente en relación a la cronología y al número de migraciones siberianas hacia el Nuevo Mundo. En una serie de artículos publicados por Greenberg, Zegura y Turner, se decía que las pruebas genéticas, dentales y lingüísticas favorecían la hipótesis de una entrada tardía (hace menos de 12.000 años), efectuada en tres movimientos poblacionales (Greenberg, *et al.*, 1986; Turner, 1985; Zegura, 1985). De acuerdo con Greenberg, la primera migración siberiana dio como resultado a las lenguas amerindias, el siguiente grupo dio como resultado a las lenguas na-dené, mientras

que del último movimiento migratorio resultó la cultura aleutiano-esquimal. La distribución geográfica de estas tres familias lingüísticas se muestra en la figura 3. La comparación a gran escala realizada por Greenberg del vocabulario básico, así como de las similitudes de algunos términos dentro de los grupos de los indios americanos (aproximadamente 600 lenguas nativas han sobrevivido hasta hoy) y su clasificación lingüística, constituye el elemento que amalgama este recién alcanzado consenso. Greenberg (1987) concluyó que las lenguas de los indios americanos pueden clasificarse dentro de tres grupos lingüísticos y que cada uno de estos grupos representa una migración distinta hacia el continente americano. Estos tres grupos lingüísticos son: amerindio, que sería el más antiguo ya que, de acuerdo con Greenberg, se centra en las partes más alejadas del sur, al tiempo que muestra una mayor diferenciación interna; 2) na-dené, un lenguaje hablado principalmente en el noroeste de los Estados Unidos y en una pequeña región del suroeste y 3) aleutiano-esquimal, que se trata de un grupo lingüístico localizado en el extremo septentrional de América del Norte y que se encuentra relacionado de un modo más estrecho con lo que Greenberg denomina el acervo euroasiático. Dentro de este acervo euroasiático, Greenberg incluye a las lenguas indoeuropeas, urálicas, altaicas, ainu, gilyak, japonesa y coreana. Se han presentado pruebas dentales como apoyo adicional a la teoría de las tres migraciones para explicar el poblamiento del Nuevo Mundo. Sin embargo, Turner es incapaz de probar estadísticamente la relación entre un dendrograma lingüístico basado en la clasificación dada por Greenberg y sus propios dendrogramas dentales. En su lugar, prefiere concentrarse en las afinidades y afirmar: «un ajuste realmente notable». El uso selectivo que efectúa Turner de las pruebas dentales ha hecho que Szathmary (1986: 490) señalase lo siguiente:

> La equiparación que efectúa Turner del na-dené con el grupo gran grupo de la costa noroeste sugiere que no se halla preparado para cuestionar, y desde luego rechazar, la hipótesis de las tres migraciones...
>
> En cambio, interpreta sus resultados analíticos suponiendo la preexistencia de una hipótesis que simplemente asume que es verdadera.

Por su lado, Zegura presenta su interpretación genética de un modo más cuidado, afirmando que ha examinado la información ge-

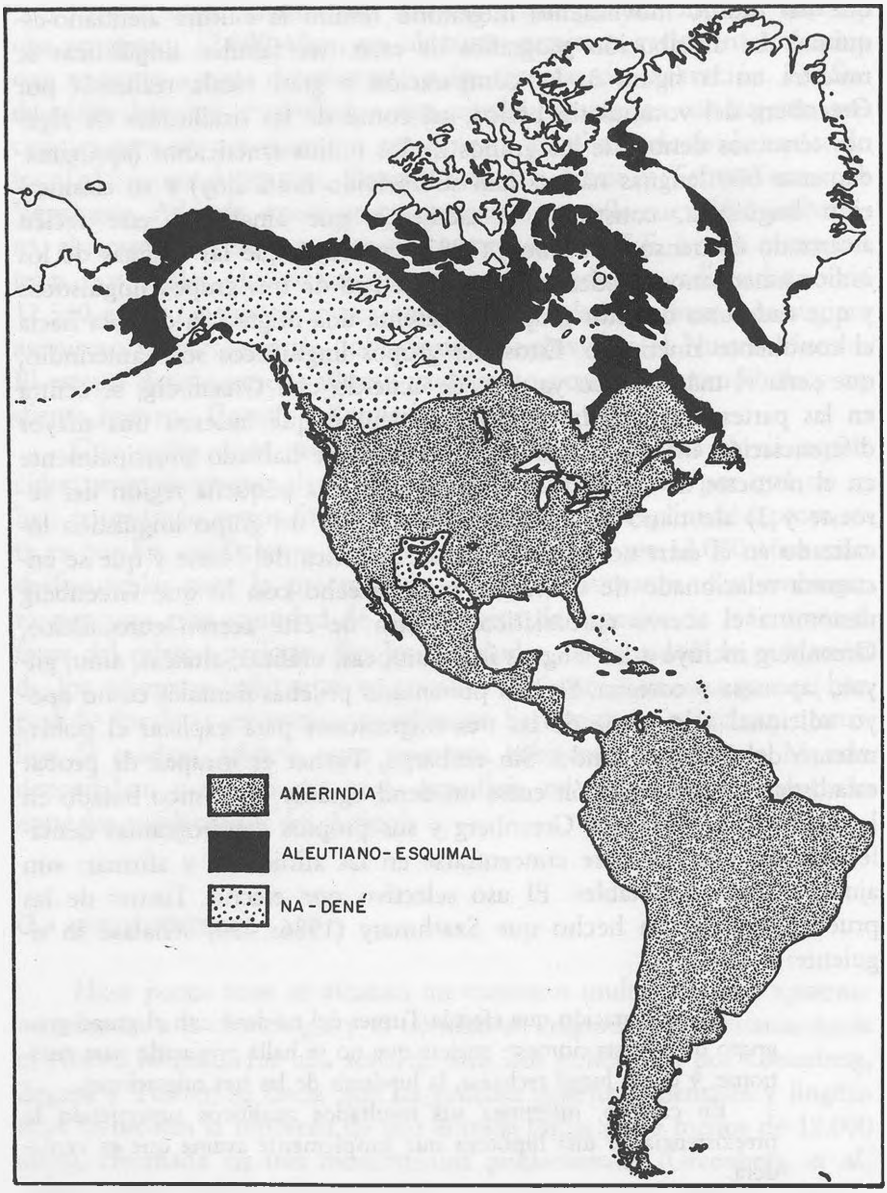

Figura 3. Distribución geográfica de las tres familias lingüísticas del Nuevo Mundo de Greenberg (de Lewin, 1988).

nética para apoyar de manera secundaria a las inferencias primarias basadas en los datos tanto lingüísticos como dentales. Así mismo, señala que la información genética puede ser y, de hecho, ha sido interpretada por diversos autores, como indicativa de otros patrones de migración y como prueba para un poblamiento anterior del Nuevo Mundo.

En una reciente conferencia celebrada en Colorado (comentada por V. Morell, 1990) la clasificación lingüística del continente americano llevada a cabo por Greenberg recibió duras críticas por parte de otros lingüistas que se encontraban presentes. La principal controversia se refería al agrupamiento tan radical que Greenberg ha postulado de la enorme variación lingüística observada en las lenguas de los indios americanos en un único grupo de lenguaje amerindio. La mayoría de los lingüistas aceptaban la clasificación de las familias nadené y aleutiano-esquimal, pero rechazaban la clasificación de las «sobras» en un solo grupo lingüístico. Sin esta división lingüística tripartita, el consenso comenzaba a deshacerse. Investigaciones recientes efectuadas con ADN mitocondrial por Svante Paabo y sus colegas (1990) sobre amerindios procedentes principalmente del noroeste del Pacífico, han revelado la existencia de treinta linajes principales, implicando, de este modo, que son necesarios otros movimientos migratorios para explicar la variación genética acumulada. En esta misma conferencia, Rebecca Cann presentó un reloj biológico basado en ADN mitocondrial. Este reloj indica una migración temprana, posiblemente fechada hace 40.000 años. Sin embargo, existe cierta controversia sobre la utilización de las mutaciones del ADN mitocondrial para establecer un reloj molecular. Finalmente, Virginia Morell, una escritora sobre temas científicos, describió esta conferencia en un artículo reciente de la Sección Noticias de Investigación de la revista *Sciencie*, concluyendo:

> ... ha existido, de hecho, una cultura pre-clovis en el continente americano, y la hipótesis de Greenberg, que no hace mucho tiempo parecía que otorgaba la esperanza de una unificación total, comienza a mostrar signos de edad.

A medida que las conclusiones de Greenberg y sus colegas se han ido desmembrando, ¿qué queda con respecto a las diversas teorías relativas al poblamiento del continente americano? ¿Qué conclusiones

pueden sacarse respecto a la cronología y al número de migraciones efectuadas al Nuevo Mundo?

Desde la formulación inicial de la teoría de las tres migraciones de Greenberg, se han dado a conocer una serie de evidencias lingüísticas, ecológicas, genéticas y arqueológicas. Rogers y sus colegas han combinado la geografía de la edad de hielo y los datos lingüísticos, para abordar la posibilidad de la existencia de una presencia humana en el Nuevo Mundo anterior a la retirada de la masa de hielo del Wisconsin. Rogers (1985) ha presentado pruebas en favor de un asentamiento anterior en el Nuevo Mundo, basándose en pruebas lingüísticas y en la falta de diferenciación lingüística en aquellas áreas que estuvieron cubiertas por el hielo. Su razonamiento se basa en el supuesto de que el aislamiento geográfico acompañado de un cierto período de tiempo son los elementos esenciales en la diferenciación del lenguaje. Así, las grandes áreas de Norteamérica que se encontraban cubiertas por los hielos glaciares exhiben el menor número de grupos lingüísticos, en contraste con aquellas áreas que no fueron cubiertas. Concretamente, las áreas no cubiertas por el hielo hace 12.000 años poseen el 93 por ciento, ó 199 de las 213 lenguas nativas americanas (véase figura 4). Esto sugiere que los lenguajes se distribuyeron desde las áreas de América del Norte que no se hallaban cubiertas por los hielos hacia aquellas que quedaron descubiertas después de esa fecha. Meltzer (1989) ha criticado esta conclusión señalando que algunos de los lenguajes en las áreas que, con anterioridad, se encontraban cubiertas por los hielos se habrían extinguido y que esa era la razón principal de la desproporción en el número actual de lenguas. Rogers propone asimismo que el phylum esquimal-aleutiano y el na-dené se originaron en Beringia, mientras que el phylum macro-algonquino, se originaría al sur de la masa del hielo del Wisconsin.

Un artículo posterior de Rogers, Martin y Nicklas (1990) propone que el grupo lingüístico na-dené se desarrolló al haberse aislado en un refugio costero carente de hielo. Esta conclusión se ha basado en la existencia de diversidad máxima de la familia na-dené a lo largo de la costa pacífica de Alaska. Esta región era un refugio costero que no se encontraba cubierto por el hielo, dando origen a las lenguas eyak, tlingit y athapaska. Estas pruebas lingüísticas, ecológicas y geológicas explican algunas de las distintas variaciones lingüísticas observadas y, al mismo tiempo, proporcionan un apoyo directo para respaldar la pre-

sencia hace más de 12.000 años de los amerindios en el Nuevo Mundo (véase figura 5).

Pueden recogerse otras pruebas respecto a la antigüedad de las poblaciones humanas que habitaban el Nuevo Mundo en el yacimiento Old Crow, al norte del territorio Yukón, excavado originalmente por William Irving. En 1967, halló dos huesos de mamut y un raspador que fue datado de hace unos 27.000 años. Recientemente, este raspador (utilizado a menudo como prueba del poblamiento prematuro de América) ha sido nuevamente datado en 1.400 años, utilizando la técnica de acelerador de espectrometría de masas de colágeno, más avanzada. Sin embargo, esta misma técnica ha datado el yacimiento de Old Crow entre 22.000 y 43.000 años para el período en que estuvo habitado. Estos datos confirman la edad y la persistencia de la industria de hueso de Old Crow (Irving, 1987).

Se han dado a conocer, recientemente, otros datos genéticos relacionados con el número de movimientos migratorios desde Siberia hacia el Nuevo Mundo. Los primeros datos, el ADN mitocondrial estudiado en los trabajos de Svante Paabo, han sido mencionados ante-

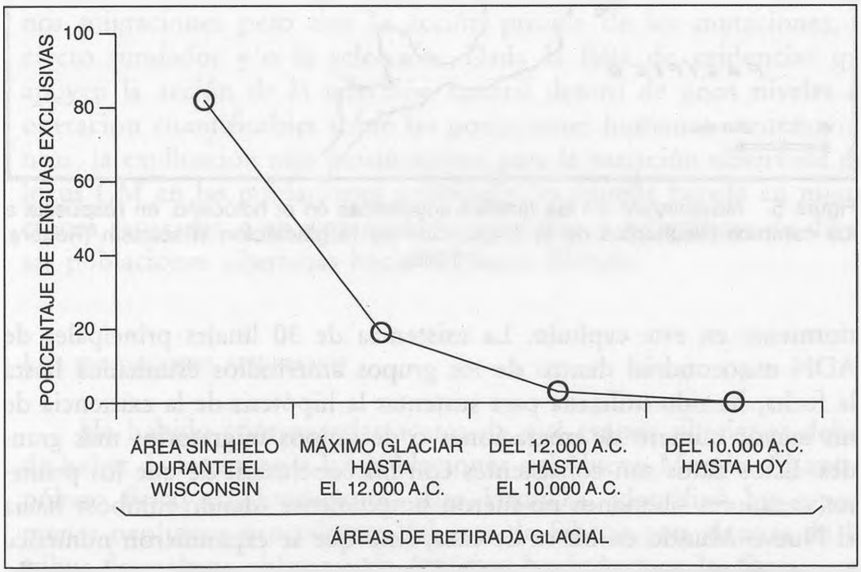

Figura 4. Gráfica del porcentaje de lenguajes exclusivos en áreas que no han sufrido glaciación frente a las áreas que se han deshelado en América del Norte (Rogers, 1985).

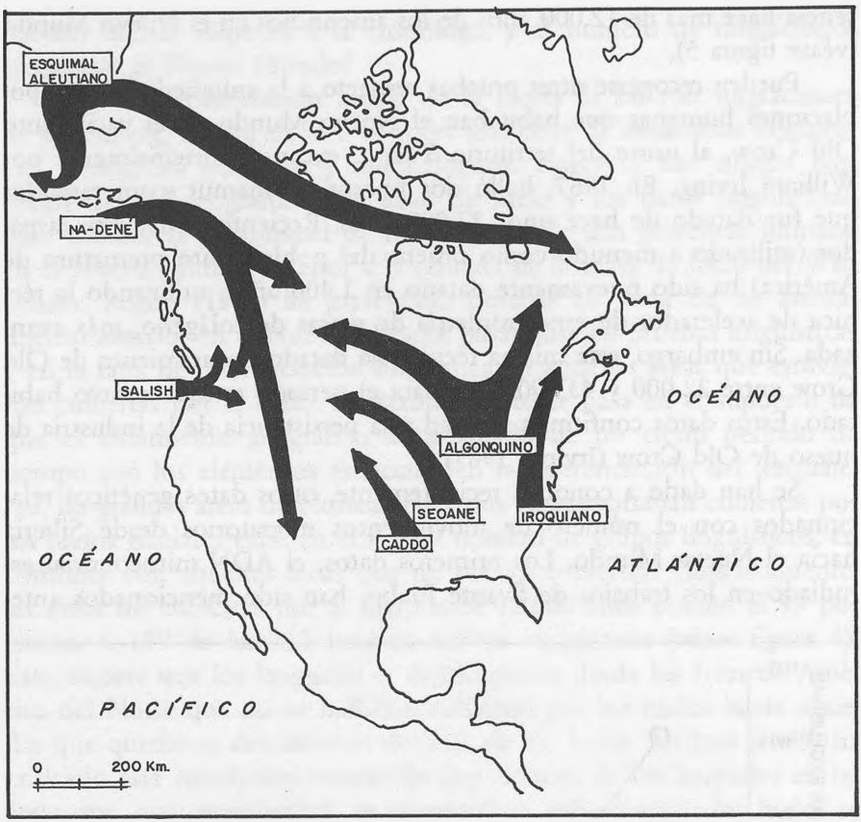

Figura 5. Movimientos de las familias lingüísticas en el holoceno, en respuesta a los cambios resultantes de la finalización de la glaciación Wisconsin (Rogers, 1985).

riormente en este capítulo. La existencia de 30 linajes principales de ADN mitocondrial dentro de los grupos amerindios estudiados hasta la fecha, ha sido utilizada para sustentar la hipótesis de la existencia de un mayor número de migraciones o de grupos migratorios más grandes. Estos datos son consistentes con mi conclusión de que los primeros cazadores siberianos no fueron simplemente «dando tumbos» hacia el Nuevo Mundo en busca de caza, sino que se expandieron numérica y geográficamente en una «radiación adaptativa» gracias al desarrollo de tecnologías de caza y de hábitos culturales que disminuían el estrés asociado con el frío intenso. Dada una expansión poblacional de estas

características hacia el continente americano, debería esperarse un gran número de «migradores».

El segundo tipo de evidencias genéticas nuevas, proviene de una publicación reciente sobre la variación de inmunoglobulinas en las poblaciones siberianas, esquimales y amerindias. Schanfield *et al.* (1990) proponen que los marcadores Gm y Km apoyan un modelo de cuatro migraciones para explicar el poblamiento del Nuevo Mundo. El primer grupo, que correspondería a los indios suramericanos, no presentarían *GM*A T*, sino que solamente poseerían *GM*A G* y *GM*X G*. El segundo grupo migrador que habría entrado, por orden cronológico, en América del Norte, se encontraría caracterizado por una frecuencia alta de *GM*A G* y por bajos niveles de *GM*X G* y *GM*A T*. La tercera migración, que estaría constituida por las poblaciones que hablan lenguas na-dené, poseería una frecuencia alta de *GM*A G* y frecuencias moderadas de *GM*X G* y *GM*A T*. Por último, al acervo genético de los migradores esquimales/aleutianos, contendría probablemente *GM*A G* y *GM*A T*. Este patrón de haplotipos de GM con frecuencias variables puede explicarse satisfactoriamente con cuatro migraciones distintas desde Siberia, o con menos migraciones pero con la acción posible de las mutaciones, el efecto fundador y/o la selección. Dada la falta de evidencias que apoyen la acción de la selección natural dentro de unos niveles de operación cuantificables sobre las poblaciones humanas contemporáneas, la explicación más parsimoniosa para la variación observada del locus GM en las poblaciones amerindias es aquella basada en migraciones separadas o en expansiones numéricas y geográficas de diversas poblaciones siberianas hacia el Nuevo Mundo.

Los fundadores siberianos

Ha habido controversias acerca de qué grupos siberianos deben de haber dado origen a las poblaciones del Nuevo Mundo. El antropólogo físico estadounidense, Ales Hrdlička, identificó los especímenes neolíticos procedentes del este de Siberia con algunas de las tribus de «cabeza oblonga» de América, basándose en las formas craneales. De acuerdo con sus teorías, el eneolítico del sur, recuerda el tipo algonquino bastante abovedado; los chukchi contemporáneos

estarían relacionados con los esquimales del estrecho de Bering y los tunguses de cabeza redondeada serían los ancestros de los aleutianos (Hrdlička, 1942). Estas conclusiones basadas en condiciones tipológicas que no tienen en cuenta la variación humana común ni el concepto de población como unidad evolutiva, han sido descartadas por la mayor parte de los científicos. ¿Quiénes fueron, pues, los transmisores de la cultura dyuktai que se expandieron hacia América hace más de 30.000 años? Es difícil contestar con certeza, debido a que la distribución actual de la población siberiana es bastante diferente de aquellos patrones hallados por los primeros exploradores rusos en los siglos XVII y XVIII. Grupos étnicos, tales como los yucagiros se hallaban distribuidos ampliamente a lo largo de la región noroeste de Siberia y constituían uno de los más grandes grupos tribales del siglo XVII. Una combinación de guerras, enfermedades epidémicas infecciosas graves, así como la expansión de grupos como los chukchi y los yakutos habría llevado a estas poblaciones al borde de la extinción. Aún hoy permanecen restos de yucagiros en la sección más apartada del noroeste de Chokotka, bastante hibridados con los chukchi. Sin embargo, Crawford y Enciso (1982) fueron capaces de detectar la presencia de yucagiros dentro de una subdivisión de una población chukchi (véase figura 6). La figura proporciona un mapa genético basado en las frecuencias de marcadores sanguíneos de nueve poblaciones chukchis pastores de renos. La población 14, rytkuchi, difiere de los otros grupos chukchi debido al cruzamiento con elementos de las poblaciones yucagiras que han permanecido hasta hoy. Así mismo, presenta la afinidad más estrecha con las poblaciones samoyedas. ¿Fueron los yucagiros los que dieron origen a los indios americanos o fue alguno de los grupos étnicos procedentes de la península de Kamchatka los que se expandieron hacia el norte? La bibliografía relacionada con esta cuestión abunda en referencias a una población procedente de la región del río Amur de Siberia que habría dado origen a los amerindios. Este punto de origen ha sido rescatado recientemente por Turner (1987), quien, así mismo, basa sus conclusiones en consideraciones tipológicas. Supuestamente, los mongoloides habrían estado sujetos a fríos intensos, por lo que adquirieron sus especiales características morfológicas, mientras se alimentaban en la región del Amur, antes de trasladarse hacia el Nuevo Mundo.

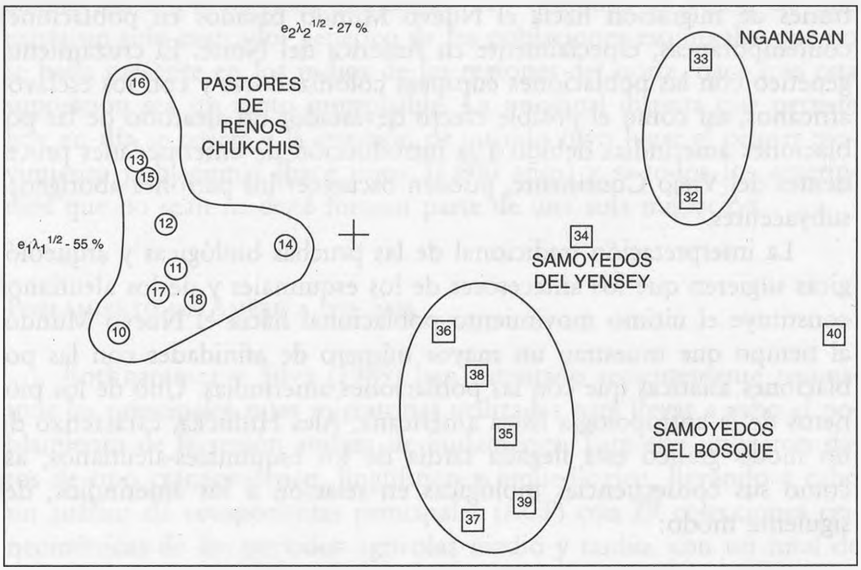

Figura 6. Mapas genéticos basados en las frecuencias de los marcadores sanguíneos de 18 subdivisiones de poblaciones siberianas (Crawford y Bach Enciso, 1982).

Asentamiento de América del Norte

Los datos genéticos, lingüísticos y culturales indican una radiación temprana inicial de los siberianos hacia el continente americano entre hace 40.000 y 30.000 años. Como poco, tres o cuatro migraciones pueden explicar la variación genética observada cuando se la considera junto con la acción de los procesos evolutivos y la ocurrencia de sucesos históricos únicos. Hasta la fecha, se ha escrito mucho en la bibliografía antropológica acerca del número «exacto» de las migraciones y de la cronología de estos movimientos. Hoy en día, sin embargo, no es posible responder a estas cuestiones de modo concluyente, en particular al no disponerse de los patrones de los polimorfismos de fragmentos de restricción de ADN de los grupos indígenas siberianos. Los análisis del ADN mitocondrial procedentes de varios grupos siberianos llevados a cabo por Wallace y Sukernik indican que los amerindios y los siberianos comparten muchos marcadores de ADN, si bien el número exacto de migraciones no puede reconstruirse. Existen grandes dificultades al querer reconstruir el acervo genético y los posibles pa-

trones de migración hacia el Nuevo Mundo basados en poblaciones contemporáneas, especialmente en América del Norte. El cruzamiento genético con las poblaciones europeas colonizadoras y con los esclavos africanos, así como el posible efecto devastador no aleatorio de las poblaciones amerindias debido a la introducción de enfermedades procedentes del Viejo Continente, pueden oscurecer los patrones aborígenes subyacentes.

La interpretación tradicional de las pruebas biológicas y arqueológicas sugieren que los antecesores de los esquimales y de los aleutianos constituye el último movimiento poblacional hacia el Nuevo Mundo, al tiempo que muestran un mayor número de afinidades con las poblaciones asiáticas que con las poblaciones amerindias. Uno de los pioneros de la antropología física americana, Ales Hrdlička, caracterizó de un modo gráfico esta llegada tardía de los esquimales-aleutianos, así como sus consecuencias biológicas en relación a los amerindios, del siguiente modo:

> Imagínese la mano como representante de todos los nativos del Nuevo Mundo... con un origen único en la muñeca. Los dedos representan las diferentes clases de indios y, el pulgar, más separado, representa a los esquimales.

Sin embargo, este dogma ha sido cuestionado por Szathamary y Ossenberg (1978), quienes proponen que los pueblos de la plataforma de Bering se expandieron hacia el Nuevo Mundo durante el holoceno y los grupos costeros se adaptaron a una existencia de tipo marítimo, convirtiéndose en los esquimales/aleutianos, mientras que los que habitaban en las zonas interiores dieron lugar a los amerindios. Dumond (1987), después de reexaminar los datos arqueológicos, lingüísticos y genéticos, afirma que los antecesores de los pueblos que hablan la lengua na-dené, se trasladaron desde la plataforma de Bering hacia el sur, para llegar a la costa noroeste entre hace 10.000 y 8.000 años. Los esquimales/aleutianos habrían desaparecido en Alaska alrededor de hace 4.500 años de acuerdo con Dumond. La mayoría de los antropólogos biológicos estarían de acuerdo en que se llevó a cabo un mínimo de tres movimientos poblacionales desde Siberia hacia Alaska, sin embargo, es posible que los esquimales/aleutianos y los na-dené representen una expansión separada dentro del período holoceno, seguida de una

adaptación a los diversos ambientes. No obstante, el hecho de que exista un solo marcador genético de las poblaciones esquimales que no se halla presente en los indios de las regiones del norte, hace que esta suposición sea un tanto improbable. La principal disputa que persiste hoy en día se refiere a la cuestión de cuándo tuvo lugar el primer movimiento poblacional (hace unos 35.000 años) y si todos los amerindios que no sean na-dené forman parte de una sola migración.

Poblamiento de América del Sur

Rothhammer y Silva (1989) han intentado recientemente reconstruir las principales rutas migratorias utilizadas para llevar a cabo el poblamiento de la región andina de Sudamérica. Para ello utilizaron datos de tipo craneométrico, lingüístico y arqueológico, llevando a cabo un análisis de componentes principales (ACP) con 29 colecciones craneométricas de los períodos agrícolas medio y tardío, con un total de 1.239 cráneos. La primer componente revela un gradiente de variación craneométrica que se extiende desde el noroeste hasta el sureste de América del Sur, debiéndose probablemente al factor tamaño. Las distancias genéticas basadas en las frecuencias génicas, y las isoclinas basadas en las medidas craneométricas apoyan la idea de Donald Lathrop (1970), sobre reconstrucciones arqueológicas, de que el desarrollo del cultivo de mandioca hizo que los proto-arawak y las poblaciones que hablan el tupí (dos agrupaciones lingüísticas efectuadas por Greenberg dentro de los grupos de lenguas de América del Sur), se expandieran en dos direcciones. Así, los proto-arawaks se habrían desplazado hacia el norte y hacia el suroeste, mientras que aquellos que hablaban el proto-tupí, lo habrían hecho hacia el suroeste. Este movimiento poblacional de hace aproximadamente 5.000 años, y que fue generado por el incremento del tamaño de las poblaciones debido a la propagación de la agricultura, debe de haber sido precedido por una expansión de cazadores-recolectores, quienes habrían venido a América del Sur, con bastante probabilidad, hace más de 30.000 años. Se ha sugerido que esta migración se habría desplazado a través de la selva tropical, a lo largo de los principales ríos y sus afluentes.

Existen una serie de evidencias que sugieren que, una vez en el Nuevo Mundo, los amerindios y los esquimales/aleutianos sufrieron

diversos cambios genéticos y morfológicos. Newman (1960) ha presentado datos que muestran que se llevaron a cabo cambios fenotípicos con el tiempo. Por ejemplo, hubo un incremento de la estatura en algunos amerindios y puede observarse en la mayoría de ellos una braquiocefalización (ensanchamiento del cráneo), mientras que en los indios actuales pueden observarse algunas gradaciones clinales en caracteres fenotípicos (véase capítulo VI acerca de las variaciones morfológicas). De un modo similar, las poblaciones del Nuevo Mundo adquirieron características y frecuencias genéticas singulares, debido a la selección y a sucesos históricos específicos. Por ejemplo, los indios de América del Sur presentan una distribución de frecuencias única en el sistema sanguíneo AB0, con una presencia del alelo O del 100 por cien en la mayoría de los grupos. Existen así mismo numerosas mutaciones extrañas que pueden observarse únicamente en el Nuevo Mundo, tales como el componente específico de grupo GC*ESK (encontrado sólo en los esquimales), o la variante de la albúmina de México, encontrada únicamente en los grupos de América Central (véase el capítulo IV acerca de la variación genética). De este modo, cualesquiera que sean los ingredientes biológicos originales, los diferentes ambientes de América dieron lugar a diferentes fenotipos (Newman, 1953). Tal como Marshall Newman ha afirmado:

> en gran medida, la morfología de los indios americanos parece haberse fabricado en América.

Los capítulos siguientes son una reconstrucción de la población del Nuevo Mundo en contacto con la europea, el impacto que supuso dicho contacto, así como las características demográficas, genéticas y morfológicas de las poblaciones contemporáneas. Esta caracterización se interpreta a partir de la teoría evolutiva y a los, a menudo, trágicos sucesos históricos específicos, que han afectado a los pueblos del Nuevo Mundo.

Bibliografía citada

J.M. Adovasio y R.C. Carlisle, «Pennsylvania pioneers», *Natural History*, 12, 1986, pp. 20-27.

J. Bada, R.A. Schroeder y G.F. Carter, «New evidence for the antiquity of man in North America deduced from aspartic acid racemization», *Science*, 184, 1974, pp. 791-793.

J. Birdsell, «A preliminary report of the trihybrid origin of the Australian aborigines», *American Journal of Physical Anthropology*, 28, 1941, p. 6.

J. Birdsell, «The problem of the early peopling of the Americas as viewed from Asia», *Physical Anthropology of the American Indian* (ed. W. Laughlin), Viking, Nueva York, 1951, pp. 1-68.

J.L. Bischoff y R.J. Rosenbauer, «Uranium series dating of human skeletal remains from the Del Mar and Sunnyvale Sites, California», *Science*, 213, 1981, pp. 1003-1006.

J.F. Blumenbach, *De Generis Humani varietate nativa*, Gottingen, 1775.

W. Bray, «The palaeoindian debate», *Nature*, 332, 1988, p. 107.

A.L. Bryan, R.M. Casamiquela, J.M. Cruxent, R. Gruhn, y C. Ochsenius, «An El Jobo mastadon kill at Taima-taima, Venezuela», *Science*, 200, 1978, pp. 1275-1277.

C.D.G. Buffon, *Historie naturelle*, París, 1749.

R. Cann, «Mitochondrial DNA variation and the spread of modern populations», *Out of Asia*, Australian National University, Camberra, 1985, pp. 113-122.

G.F. Carter, *Pleistonce Man in San Diego*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1957.

L.L. Cavalli-Sforza, A. Piazza, P. Menozzi, y J. Mountain, «The reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data», *Proceedings of the National Academy of Science*, USA, 85, 1988, pp. 6002-6006.

M.H. Crawford, «The use of genetic markers of the blood in the study of the evolution of human populations», *Methods and Theories of Anthropological Genetics* (eds. M.H. Crawford and P.L. Workman), University of New Mexico Press, Albuquerque, 1973, pp. 19-38.

M.H. Crawford, «The anthropological genetics of the Black Caribs (Garifuna) of Central America and the Caribbean», *Yearbook of Physical Anthropology*, 25, 1983, pp. 155-186.

M.H. Crawford, «Current Developments in Anthropological Genetics», vol. 3, *Black Caribs: A Case Study of Biocultural Adaptation*, Plenum Press, Nueva York, 1984.

M.H. Crawford y V. Bach Enciso, «Population structure of the circumpolar people of Siberia, Alaska, Canada, and Greenland», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 2, *Ecology and Population Structure* (eds. M.H. Crawford y J.H. Mielke), Plenum Press, Nueva York, 1982, pp. 51-91.

T.D. Dillehay, «By the Banks of the Chinchihuapi», *Natural History*, 4, 1987, pp. 8-12.

T.D. Dillehay y M.B. Collins, «Early cultural evidence from Monte Verde in Chile», *Nature*, 332, 1988, pp. 150-152.

D.E. Dumond, «A reexamination of Eskimo-Aleut prehistory», *American Anthropologist*, 89, 1987, pp. 32-56.

K.R. Fladmark, «Routes: Alternative migration corridors for early man in North America», *American Antiquity*, 44, 1979, pp. 55-69.

K.R. Fladmark, «Getting One's Berings», *Natural History*, 11, 1986, pp. 8-19.

D. Grayson, quoted by R. Lewin, *Science*, 238, 1987, p. 1230.

J.H. Greenberg, «Language in the Americas», Stanford University Press, Palo Alto, 1987.

J.H. Greenberg, C.G. Turner y S.L. Zegura, «Convergence of evidence for the peopling of the Americas», *Collegium Antropologicum*, 9, 1985, pp. 33-42.

J.H. Greenberg, C.G. Turner y S.L. Zegura, «The settlement of the Americas: A comparison of the linguistic, dental, and genetic evidence», *Current Anthropology*, 27, 1986, pp. 477-497.

N. Guidon y G. Delibrias, «Carbon-14 dates point to man in the Americas 32,000 years ago», *Nature*, 321, 1985, pp. 769-771.

S. Harihara, N. Saitou, M. Hirai, T. Gojobori, K.S. Park, S. Misawa, S.B. Ellepola, T. Ishida y K. Omoto, «Mitochondrial DNA polymorphism among Asian populations», *American Journal of Human Genetics*, 43, 1988, pp. 134-143.

C.V. Haynes, «The earliest Americans», *Science*, 166, 1969, pp. 709-715.

V. Haynes, «The Calico site: Artifacts or geofacts», *Science*, 181, 1973, pp. 305-309.

W.H. Holmes, «The antiquity phantom in American Archaeology», *Science*, 62, 1925, pp. 256-258.

D.M. Hopkins, «Landscape and climate of Beringia during late Pleistocene and Holcene time», *The First Americans: Origins, Affinities, and Adaptations*, Gustav Fischer, Nueva York, 1979, pp. 15-41.

W.W. Howells, «Skull Shapes and the Map. Craniometric Analyses in the Dispersion of Modern Man», *Peabody Museum*, Harvard University, Cambridge, 1989.

A. Hrdlička, «Preliminary report on finds of supposedly ancient human remains at Vero, Florida», *Journal of Geology*, 25, 1917, pp. 43-51.

A. Hrdlička, «Early man in America: What have the bones to say?», *Early Man*, Filadelfia, 1937.

A. Hrdlička, «The problem of man's antiquity in America», *Proceedings of the Eighth American Scientific Congress II*, 1942, pp. 53-55.

Indian Health Service, «Trends in Indian Health», *U.S. Department of Public Health Services*, Washington, D.C., 1989.

W.M. Irving, «New dates from old bones», *Natural History*, 2, 1987, pp. 8-14.

W.N. Irving y C.R. Harington, «Upper Pleistocene radiocarbon-dated artifacts from the Northern Yukon», *Science*, 179, 1973, pp. 335-340.

A.D. Krieger, «Early man in the New World», *Prehistoric Man in the New World*, University of Houston Press, Houston, 1964, pp. 23-81.

M. Lampl y B.S. Blumberg, «Blood polymorphisms and the origin of New World populations», *The First Americans: Origins, Affinities and Adaptations*, Gustav Fischer, Nueva York, pp. 107-123.

D. Lathrop, «The Upper Amazon», *Praeger*, Nueva York, 1970.

L.S.B. Leakey, R.D.E. Simpson, T. Clements, «Archeological excavation in the Calico Mountains, California: Preliminary report», *Science*, 160, 1968, p. 1022.

R. Lewin, «The first Americans are getting younger», *Science*, 238, 1987, pp. 1230-1232.

T.F. Lynch, «Glacial-age man in South America? A critical review», *American Antiquity*, 55, 1990, pp. 12-36.

T.F. Lynch y K.A.R. Kennedy, «Early human cultural and skeletal remains from Guitarrero Cave, Northern Peru», *Science*, 169, 1970, pp. 1307-1309.

R. Macneish, «Early man in the New World», *American Scientist*, 64, 1976, pp. 316-327.

E. Marshall, «Clovis counterrevolution», *Science*, 249, 1990, pp. 738-741.

P.S. Martin, «The discovery of America», *Science*, 179, 1973, pp. 969-972.

E. Matsunaga, «The dimorphism in human normal cerumen», *Annals of Human Genetics*, 25, 1962, pp. 273-286.

J.M. McCullough y E. Giles, «Human cerumen types in Mexico and New Guinea: A humidity-related polymorphism in "Mongoloid" peoples», *Nature*, 226, 1970, pp. 460-462.

D.J. Meltzer, «Why don't we know when the first people came to North America?», *American Antiquity*, 54, 1989, pp. 471-490.

H.N. Michael, «Absolute chronologies of late Pleistocene and early Holocene cultures of Northeastern Asia», *Arctic Anthropology*, 21, 1984, pp. 1-68.

Y.A. Mochanov, «Stratigraphy and absolute chronology of the Paleolithic of Northeast Asia», *Early Man in America from a Circum-Pacific Perspective*, University of Alberta Press, Edmonton, 1978, pp. 54-66.

V. Morell, «Confusion in earliest America», *Science*, 248, 1990, pp. 439-441.

J.V. Neel y F.M. Salzano, «Further studies on the Xavante Indians. X. Some hypotheses-generalizations resulting from these studies», *American Journal of Human Genetics*, 19, 1967, pp. 554-574.

M.T. Newman, «The application of ecological rules to the racial anthroplogy of the aboriginal New World», *American Anthropologist*, 55, 1953, pp. 311-327.

M.T. Newman, «Adaptations in the physique of American aborigines to nutritional factors», *Human Biology*, 32, 1960, pp. 288-313.

K. Omoto, «Polymorphic and genetic affinities of the Ainu of Hokkaido», *Human Biology of Oceania*, 1, 1972, pp. 278-288.

S. Paabo, K. Dew, B.S. Frazier y R. Ward, «Mitochondrial evolution and the peopling of the Americas», *American Journal of Physical Anthropology*, 81, 1990, pp. 277.

S. Pawson y F.A. Milan, «Cerumen types in two Eskimo communities», *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 1974, pp. 431-432.

R.A. Rogers, «Glacial geography and native North American languages», *Quaternary Research*, 23, 1985, pp. 130-137.

R.A. Rogers, «Language, human subspeciation, and ice age barriers in northern Siberia», *Canadian Journal of Anthropology*, 5, 1986, pp. 11-22.

R.A. Rogers, L.D. Martin y T.D. Nicklas, «Ice-age geography and the distribution of native North American languages», *Journal of Biogeography*, 17, 1990, pp. 131-143.

F. Rothhammer y C. Silva, «Peopling of Andean South America», *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 1989, pp. 403-410.

M.S. Schanfield, «The anthropological usefulness of highly polymorphic systems. HLA and Immunoglobulin allotypes», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 1. *Theory and Methods* (eds. J.H. Mielke and M.H. Crawford), Plenum, Nueva York, 1980, pp. 65-85.

M.S. Schanfield, M.H. Crawford, J.B. Dossetor y H. Gershowitz, «Immunoglobulin allotypes in several North American Eskimo populations», *Human Biology*, 62, 1990, pp. 773-789.

T.G. Schurr, S.W. Ballinger, Y.Y. Gan, J.A. Hodge, D.A. Merriwether, D.N. Lawrence, W.C. Knowler, K.M. Weiss y D.C. Wallace, «Amerindian mitochondrial DNAs have rare Asian mutations at high frequencies indicating they derived from four primary maternal lineages», *American Journal of Human Genetics*, 46, 1990, pp. 613-623.

E.J.E. Szathmary, «Comments on an article, The Settlement of the Americas», *Current Anthropology*, 27, 1986, pp. 490-491.

E.J.E. Szathmary y N.S. Ossenberg, «Are the biological diferences betwen North American Indians and Eskimos truly profound?», *Current Anthropology*, 19, 1978, pp. 673-701.

C. Turner, «The dental search for Native American origins», *Out of Asia*, Australian National University, Camberra, 1985, pp. 31-78.

C. Turner, «Telltale teeth», *Natural History*, 96, 1987, pp. 6-10.

R. Underhill, «Religion among American Indians», *Annals of the American Academy of Political and Social Sciences*, 311, 1957, pp. 127-136.

S.L. Zegura, «Taxonomic congruence in Eskimoid populations», *American Journal of Physical Anthropology*, 43, 1975, pp. 271-284.

S.L. Zegura, «The initial peopling of the Americas», *Out of Asia,* Australian National University, Camberra, 1985, pp. 1-18.

Capítulo II

TAMAÑO POBLACIONAL Y LOS EFECTOS DEL CONTACTO CON LOS EUROPEOS

Introducción

Las poblaciones siberianas que se trasladaron al Nuevo Mundo hace unos 30.000 a 40.000 años, continuaron creciendo en número, se expandieron a lo largo de los territorios y, finalmente, llegaron a la Tierra del Fuego, en el extremo meridional de América del Sur. El número total de descendientes de los migradores originales se encuentra en función de la ecología de las distintas regiones de América, así como de la eficiencia de explotación de las culturas que habitaban estas regiones. Así, por ejemplo, la densidad de población de las sociedades cazadoras-recolectoras era mucho más baja que la de las sociedades que se dedicaban a la agricultura. Como resultado de esto último, las densidades de población deben haber sido distintas en las diversas regiones del Nuevo Mundo, existiendo las densidades más elevadas en las tierras altas de América Central y Perú, donde la agricultura intensiva podía mantener poblaciones de gran tamaño. Por contra, los desiertos de Sonora y de California no podían albergar poblaciones cazadoras-recolectoras con densidades de más de unos pocos individuos por kilómetro cuadrado.

¿Cuántos amerindios y esquimales habitaban el Nuevo Mundo en 1492? Las estimaciones que se han efectuado del tamaño total de la población varían desde los 90-112,5 millones apuntado por Dobyns (1966) a los 8,4 millones de Kroeber (1939). Dobyns basó su estimación en la reconstrucción de los tamaños poblacionales por regiones, cuando éstas se encontraban en sus niveles más bajos para, a continuación, aplicarles un índice de corrección que recoge tasas de despoblación de 20 a 1 y de 25 a 1. Por otro lado, Kroeber utilizó el método

de «redondeo» (dead reckoning), tribu por tribu (desarrollado por Mooney, 1910), reconstruyendo los totales en cada región geográfica.

Métodos de estimación

Douglas Ubelaker (1988) ha resumido los distintos métodos que han sido utilizados para estimar el tamaño de la población aborigen de América del Norte. Estos distintos enfoques pueden agruparse del siguiente modo: 1) el etnohistórico; 2) el arqueológico y 3) el de integración, que utiliza ambas clases de datos. El enfoque etnohistórico se basa en las observaciones directas de los exploradores y colonizadores que llevaron a cabo el contacto con los grupos aborígenes. Así, se puede establecer una descripción del tamaño total de una tribu, la cronología, la severidad y la mortandad de una enfermedad infecciosa. De modo similar, los primeros informes de los tamaños familiares, organización política y estructura social de los asentamientos nativos han sido utilizados para reconstruir la demografía de los grupos amerindios con los que se contactaba por primera vez. Sin embargo, esta clase de informes deben examinarse de un modo muy cuidadoso, ya que pueden incluir un cierto número de sesgos (tales como aquellos comandantes que exageraban a la hora de contar los cuerpos o los sacerdotes que proporcionaban unas cifras de conversión de almas desproporcionadas a sus superiores), así como fallos inadvertidos de contabilización (debido a las omisiones accidentales de asentamientos) o técnicas de enumeración inapropiadas.

Los enfoques de carácter arqueológico reconstruyen los patrones de asentamiento y el número y tamaño de viviendas respecto a restos culturales y fósiles excavados. A partir de estos datos es posible estimar el número de residentes en un tiempo dado y en un pueblo específico, así como sus medios de subsistencia, la dieta y, posiblemente, su organización social. Las excavaciones osteológicas dan una idea acerca de la esperanza de vida, la distribución por sexo y por edad, las tasas de mortalidad y las causas de muerte en determinados yacimientos. Sin embargo, debe prestarse un cuidado extremo en la interpretación de las reconstrucciones basadas en evidencias arqueológicas, debido al posible error de muestreo. De este modo, las tasas demográficas pueden verse alteradas debido a las diversas prácticas de enterramiento, la diferente

preservación de los materiales fósiles y culturales, así como la destrucción accidental de algunos yacimientos.

Estimaciones del tamaño de la población por regiones

América del Norte

James Mooney, perteneciente al Departamento de Etnología Americana (Bureau of American Ethnology) de la Smithsonian Institution, publicó las primeras estimaciones calculadas del tamaño de la población aborigen de América del Norte. Después del fallecimiento de Mooney, John R. Swanton publicó las estimaciones numéricas de Mooney, que estaban basadas en consideraciones etnohistóricas, y en las que se englobaba todas las áreas tribales al norte de México, incluyendo Groenlandia. Esta estimación, de algo más de un millón de indios antes de los primeros contactos con los pueblos europeos, se efectuó por el método de «redondeo», reconstruyendo los totales procedentes de estimaciones tribu por tribu. La siguiente tabla ofrece un desglose del número de individuos que habitaban las áreas tribales, subdivididos por regiones geográficas y la fecha histórica en que se efectuó el informe.

Tabla 1. Estimación de la población, efectuada por Mooney, de las áreas tribales situadas al norte de México (Mooney, 1928)

Áreas tribales	Fecha	Estimación
Estados noratlánticos	1600	55.600
Estados suratlánticos	1600	52.200
Estados del Golfo	1650	114.400
Estados centrales	1650	75.300
Praderas del norte	1780	100.800
Praderas del sur	1690	41.000
Región de Columbia	1780	88.000
California	1769	260.000
Región de las montañas centrales	1845	19.300
Nuevo México y Arizona	1680	72.000
Groenlandia	1721	10.000
Canadá este	1600	54.200
Canadá centro	1670	50.950
Columbia Británica	1780	85.800
Alaska	1740	72.600
Total		1.152.950

Algunas de las estimaciones de Mooney de los tamaños poblacionales se basaron en informes llevados a cabo excepcionalmente tarde (véase la tabla 1), pudiendo reflejar poblaciones ya reducidas en tamaño debido a la importación de enfermedades epidémicas, así como a determinados conflictos tribales o a que los invasores blancos hayan dejado notar su presencia. Por ejemplo, Mooney utilizó los valores de 1790 para su estimación de un total de 15.000 blackfoot y los de 1845, para la estimación de un total de 4.500 shoshones de la región oeste. Sería imposible saber a ciencia cierta si alguno de estos valores fue alterado por el contacto europeo. En el noroeste, Mooney estimó el número de makah en 1790 como de 2.000 individuos pero, aparentemente, esta estimación se basó en valores proporcionados por Lewis y Clark, a partir de la expedición que realizaron en 1805. Así mismo, no puede conocerse qué porcentaje de la población amerindia fue dejada sencillamente de lado en estas estimaciones. Ubelaker (1976) examinó las notas originales de Mooney, que formaban el material con que Swanton publicó los cálculos de Mooney, y cree que este último quería proporcionar estimaciones «mínimas» para estos datos específicos. De este modo, Ubelaker llega a la conclusión de que «mientras el verdadero número de aborígenes no sea probablemente menor de aquél apuntado por Mooney, podría ser considerablemente más alto» (Ubelaker, 1876:287).

Las estimaciones efectuadas por Mooney acerca del tamaño poblacional de las poblaciones norteamericanas influyeron en gran medida en las efectuadas por investigadores posteriores. Así, Alfred L. Kroeber (1939) utilizó la mayor parte de las reconstrucciones realizadas por Mooney (a excepción de la región de California para la cual, Kroeber utilizó sus propias aproximaciones) y dio un número para el total de las poblaciones nativas americanas, que fluctuaba alrededor de los 900.000 individuos a la llegada de los exploradores europeos. Dobyns (1966, 1983) analizó concienzudamente viejos documentos referentes a las tasas de mortalidad anteriores y posteriores a la Conquista dentro de las poblaciones indias, concluyendo que las primeras estimaciones eran demasiado bajas. La contemplación de los cientos de miles de acres de tierra cultivada, en tiempos anteriores a la Conquista, en Perú, y posteriormente abandonados, le habían sugerido una población precolombina mucho más grande y, consecuentemente, una más elevada tasa de mortalidad. Sin embargo, reexaminó las bajas estimaciones de

Mooney y Kroeber y, basándose en unas tasas de despoblación continental de 20 a 1 y en la estimación del punto poblacional más bajo (nadir poblacional), dedujo un total continental superior a 90 millones. Esto significa una densidad de población de 2,1 por kilómetro cuadrado. Dobyns no ha sido el único en llevar a cabo unas estimaciones tan elevadas, así Rivet (1924) efectuó una estimación de 40-45 millones, Sapper (1924) de 40-50 millones, Spinden (1928) de 50-75 millones y Borah (1962) de 100 millones.

Thornton y Marsh-Thornton (1981) han señalado que este patrón de disminución numérico de los nativos norteamericanos podría ser mejor representado mediante una regresión lineal. Un coeficiente de correlación elevado, de –0,989, acompañado de un análisis de la recta determinada por dicha pendiente, indica que la disminución aludida es de hecho lineal. Para llevar a cabo sus estudios partieron de las medidas del nadir poblacional de los amerindios al norte del Río Grande efectuada por Driver (1968), añadiéndole los tamaños poblacionales dados por funcionarios encargados de asuntos nativos, y publicados en los informes anuales que aparecen bajo el nombre de Reports of Commissioners of Indian Affaires (RCIA). No obstante, Thornton y Marsh-Thornton creían que Driver había sobreestimado el nadir en América del Norte al haber incluido a los esclavos emancipados y a los blancos que vivían entre los amerindios. Sustrayendo el número de antiguos esclavos y de población blanca del total indicado por el informe elaborado por el RCIA, Thornton y Marsh-Thornton (1981) proporcionaron un ajuste del nadir para el año 1890 de 228.000. Efectuando una extrapolación hacia atrás utilizando el modelo lineal, llegaron a la conclusión de que la población aborigen de América del Norte consistía en un total de 1.845.183 individuos. Una extrapolación de esta naturaleza se basa en el supuesto de que la disminución era lineal del siglo XVII al XIX. Sin embargo, no existe ninguna evidencia que permita aceptar este supuesto, sino que, al contrario, en la mayoría de los casos de reconstrucción examinados en América Central, parece indicada una disminución no lineal. Aún así, y a pesar de las críticas, la estimación de 1,8 millones se encuentra sorprendentemente cercana a los valores más recientes dados por Ubelaker (1988), basados en los totales de cada tribu.

El trabajo de Ubelaker (1988) se ha centrado recientemente en la puesta al día de la estimación del tamaño poblacional de América del

Norte, compilando para ello las estimaciones tribales efectuadas por los diversos especialistas que publicaron los veinte volúmenes del libro *Handbook of North American Indians*, así como a partir de otros datos publicados. Con esta información, elaboró tres estimaciones de tamaño poblacional, a saber, una densidad mínima (7 individuos por kilómetro cuadrado), su propia estimación (11 individuos por kilómetro cuadrado) y una densidad máxima de 15 individuos por kilómetro cuadrado. El número estimado por Ubelaker para la población aborigen total de América del Norte a la llegada de los exploradores europeos es de 1,9 millones, con una posible fluctuación que va desde los 1,1 a los 2,64 millones (véase tabla 2). Dados los datos disponibles hasta la fecha, esta estimación parece ofrecer unos valores razonables. No obstante, es posible que el «método de redondeo» utilizado por Ubelaker pueda haber despreciado a algunas de las tribus que han sido descritas históricamente de modo insuficiente o que hayan desaparecido debido a enfermedades epidémicas anteriores a la llegada de los europeos. Si bien las estimaciones de Ubelaker son más elevadas que las efectuadas por Mooney y Koeber, se encuentran considerablemente por debajo de aquellas estimaciones efectuadas en 1966 por Dobyns, de 9,8 millones de habitantes.

Tabla 2. Estimación de Ubelaker de los tamaños poblacionales de América del Norte dividida por regiones a la llegada de los exploradores europeos

Área	No.	Estimación No./Km^2
Ártica	73.770	3
Subártica	103.400	2
Costa noroeste	175.330	54
California	221.000	75
Suroeste	454.200	28
Gran Cuenca	37.500	4
Meseta	77.950	15
Praderas	189.100	6
Noreste	357.700	19
Sureste	204.400	22
TOTAL	1.894.350	11

América Central

Cook y Borah (1971) intentaron reconstruir el tamaño de la población de México utilizando una serie de informes y documentos históricos españoles, ya que la mayoría de los registros originales procedentes del lugar se han perdido. Dos códices casi completos contienen sumarios de los tributos recaudados por la Triple Alianza sobre sus provincias súbditas en los años anteriores a la Conquista. Entre las fuentes de las que procedían los datos españoles utilizados por Cook y Borah para estimar el tamaño poblacional se encontraban: 1) evaluaciones tributarias y registros de pagos. Bajo este apartado efectuaron el estudio de una muestra que representaba el 10 por ciento de 10.000 pueblos del México central del siglo XVI (copiado del antiguo «Matrícula de Tributos de la Audiencia de México»). Deben haber existido algunas enumeraciones subestimadas debido a que las primeras recaudaciones tributarias poseían algunas lagunas, como las exenciones de ciertas clases y la imposibilidad de cubrir ciertas áreas. Por ejemplo, los indios tlaxcaltecas, en virtud de su especial alianza con la corona española se hallaban exentos del pago de tributos. Únicamente a mediados del siglo XVI los españoles adoptaron un sistema tributario más uniforme acompañado de criterios de evaluación más coordinados, con pocas exenciones y un mayor territorio cubierto (Cook y Borah, 1971); 2) se estudiaron los censos del 50 por ciento de los pueblos de México central desde 1547 a 1550. Estas contabilizaciones se hallaban dentro del ejemplar *Suma de visitas*. Este volumen contiene informes de los inspectores que habían enumerado a los habitantes de cada pueblo; 3) los informes procedentes de las diversas misiones, cuando se las añadía a la información tributaria cubrían el 90 por ciento de México central y 4) informes militares, los cuales incluían información referente al tamaño de los ejércitos indígenas con los que los españoles habían entrado en batalla. Sin embrgo, estos informes militares exageraban sin duda el número de enemigos. Por ejemplo, en 1519, en su marcha hacia la capital azteca (Tenochtitlán), Cortés entró en batalla con el ejército tlaxcalteca. Su estimación fue de 100.000 guerreros, valor que contrasta en gran medida con la población estimada de la totalidad del territorio tlaxcalteca, que era aproximadamente de 300.000 individuos, en tiempos de la llegada de los exploradores (Halberstein,

Crawford y Nutini, 1973). Las estimaciones efectuadas por Cook y Borah de la población aborigen mexicana y caribeña pueden verse en la tabla 3.

A juzgar por las apreciaciones numéricas de la tabla parece que la población mexicana se redujo de 25 a 1 millón de habitantes en menos de un siglo. Estas tasas de supervivencia (aquellas empleadas por Dobyns) de 1 entre 20 ó 25 para México no son descabelladas. Sin embargo, las tasas de supervivencia variaban según las diferentes regiones del Nuevo Mundo, por lo que no pueden utilizarse de manera universal. Estos valores contrastan con las estimaciones conservadoras de Mooney y Kroeber, quienes no creían en la llamada «Leyenda Negra», contada en numerosas ocasiones por sacerdotes españoles, acerca de terribles carnicerías de los indios de América Central y de América del Sur. Fray Bartolomé de las Casas, uno de los personajes más importantes de la iglesia de Nueva España (México y América Central, sin contar Costa Rica y Panamá) se quejaba a la corona española del número de indios muertos, que estimaba en 24 millones en el período que va desde 1500 hasta 1540. Para el área estimada por De las Casas con una mortalidad total de 40 millones en 1560, Kroeber estimó una población anterior a la Conquista de 3,3 millones, mientras que Rosenblat lo hizo de 5,3 millones de habitantes, valores que no son consistentes con los de mortalidad.

Tabla 3. Estimaciones del tamaño de la población para los amerindios de México y el Caribe en tiempos de la Conquista (Cook y Borah, 1971)

Fecha	Población (en millones)
1518	25,2
1532	16,8
1548	6,3
1568	2,65
1585	1,9
1595	1,375
1605	1,075

A juzgar por las meticulosas reconstrucciones llevadas a cabo por Cook y Borah (1971), una población mexicana de 25 millones de habitantes a la llegada de los primeros exploradores se encuentra proba-

blemente próxima al valor real (véase tabla 3). Una población nativa de este tamaño podría y de hecho sostuvo una disminución de 25 veces su tamaño original, como consecuencia de las enfermedades y la guerra. Un tamaño poblacional de esta magnitud se encuentra en relación con la estimación de fray Bartolomé de las Casas sobre la mortalidad, si bien existe una ligera exageración. Para este valor, Cook y Borah estiman, por extrapolación, una elevada población para La Española, entre 7 y 8 millones de habitantes, justificando este valor tan alto señalando las altas densidades poblacionales en tiempos de la llegada de los primeros exploradores, debido a la existencia de buenos recursos alimenticios (maíz y tapioca), que podían ser utilizados por los indios de La Española. La tapioca proporciona una cosecha mucho mayor por hectárea que la proporcionada por el maíz, al tiempo que posee una considerable capacidad de almacenamiento. Por otro lado, no es posible efectuar una contabilización más precisa, debido a que las enfermedades epidémicas devastaron esta población casi inmediatamente después de la llegada europea.

América del Sur

Existe un considerable desacuerdo en relación al tamaño de la población aborigen de América del Sur a la llegada de los exploradores europeos. Estas estimaciones van desde los 4,5 millones de Kroeber (incluyendo a América Central y las Antillas), hasta la proyección máxima de Dobyn, de 48,75 millones. Esta última estimación se basa en una tasa de supervivencia de 1 de cada 25 habitantes. Muchos otros especialistas han efectuado estimaciones y reconstrucciones de los tamaños poblacionales: Rivet (1924), 25 millones; Means (1931), de 16 a 32 millones; Rosenblat (1954), 4,75 millones para Los Andes y 2,035 millones para el resto de América del Sur. Por su parte, Steward y Faron (1959) han proporcionado lo que ellos llaman «aproximaciones» de las densidades de población que se convierten en tamaño poblacional por área.

Sumando la población de cada área, calcularon el número aproximado de la población indígena de América del Sur en 10,2 millones hacia el año 1500 (véase tabla 4). Las densidades de población utilizadas para América del Sur por Steward y Faron son bajas si se las com-

para con otras partes del mundo, sin embargo, afirman que una gran parte de la región central de Los Andes es excepcionalmente inhóspita, debido a la existencia de zonas desérticas, tundra y zonas alpinas de alta montaña, por lo que estas regiones no pueden sustentar una población grande. Detrás de estas estimaciones se encuentran una serie de supuestos asumidos por Steward y Faron, que consideran que los factores ecológicos actúan de una manera rígida y determinista sobre los tamaños y las densidades poblacionales.

Tabla 4. Población y densidad de población de América del Sur en tiempos de la llegada europea (Steward y Faron, 1959)

Área	Población	Densidad (habitantes/milla^2)
Imperio Inca		
Andes centrales	3.500.000	10,0
Áreas principales		
Norte de Los Andes	1.500.000	6,6
América Central	736.000	4,8
Norte de Venezuela	144.000	1,1
Antillas	225.000	2,5
Sur de Los Andes		
Atacama-Diaquita	81.000	0,38
Sur de Chile: araucanos	1.050.000	7,0
Selvas tropicales	2.188.970	0,6
Cazadores-Recolectores		
Archipiélago chileno	9.000	0,2
Patagonia: cazadores de guanacos	101.675	0,12
Chaco occidental	186.400	1,1
Chaco oriental	80.250	0,5
Este de Brasil	387.440	0,3
TOTAL	10.190.235	

Las estimaciones poblacionales efectuadas por varios demógrafos y antropólogos para el Nuevo Mundo parecen gozar de cierta precisión. Sin embargo, estas aproximaciones a menudo poseen cálculos de hasta dos o tres decimales. Los totales, que poseen magnitudes del millón, a menudo incluyen la partición de uno o dos individuos. Considerando

la imprecisión de estas estimaciones y las suposiciones hechas, las cuales pueden ser cuestionadas, solo podemos discutir estos valores como aproximaciones preliminares.

La población total del continente americano no pudo haber sido tan baja como la indicada por Kroeber, de 8,4 millones de habitantes. Sus valores pequeños eran reflejo en parte de un rechazo a la «Leyenda Negra» y de subestimaciones diversas. Por su parte, las estimaciones de Dobyn, entre 90 y 112 millones de habitantes, son posiblemente demasiado altas, ya que aplicó tasas de supervivencia que pueden haber existido en México, pero no así en otras regiones con tasas de mortalidad más bajas. Además, debe haber sobreestimado el nadir de cada población. Si se consideran las subestimaciones así como las sobreestimaciones, es posible que un número cercano a los 44 millones para la población total de América se encuentre próximo al valor real. He basado esta aproximación en las siguientes estimaciones regionales:

	Millones
América del Norte	2
América Central	25
El Caribe	7
América del Sur	10
TOTAL	44

Estas estimaciones que he utilizado para crear un total mínimo de población, se basan en diversas compilaciones procedentes de distintas fuentes. Los dos millones estimados para América del Norte se derivan de la estimación de Ubelaker, añadiéndole algunos cientos de miles para corregir las omisiones inadvertidas en las reconstrucciones hechas tribu por tribu. La fuente de los valores empleados para América Central la constituye las estimaciones de Cook y Borah; sin embargo, estos investigadores deben haber sobreestimado la población de México, por lo que han sido rebajadas proporcionalmente. Para América del Sur fueron empleadas las estimaciones de Steward y Faron. Finalmente, las técnicas de extrapolación empleadas por Cook y Borah para estimar la población de La Española hacia el 1500 les proporciona un valor de entre 7 y 8 millones de habitantes, población que es más probable fuera la de todas las islas del Caribe.

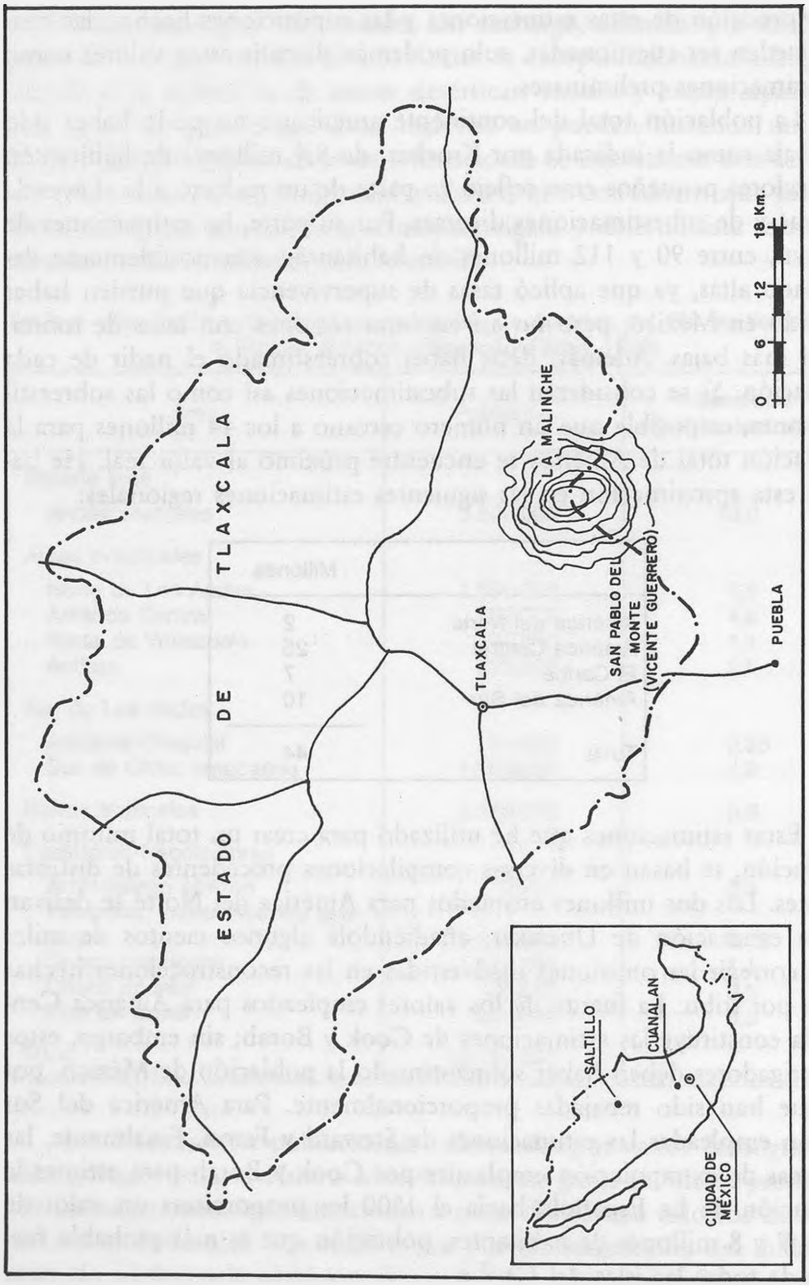

Figura 7. Mapa del Estado de Tlaxcala y situación de las dos poblaciones que fueron trasladadas, Cuanalán y Saltillo.

Variación regional del despoblamiento

La respuesta al contacto con las poblaciones europeas ha variado considerablemente entre las diversas poblaciones indígenas. Así, algunas sociedades desaparecieron, como los Chono del archipiélago de Chile (Steward y Faron, 1959) y muchas tribus de la costa este de los Estados Unidos. Otros grupos sufrieron un descenso inicial en el número de individuos, un nadir, seguido de una recuperación, para llegar, eventualmente, al mismo tamaño que poseían antes de la llegada de los europeos. La magnitud de la supervivencia variaba debido a la cultura, al tamaño inicial de la población y a diversos episodios históricos particulares. Para llevar a cabo un desarrollo de la dinámica de despoblamiento, he procurado dar diversos ejemplos detallados procedentes de mi propio campo de trabajo, en tres poblaciones situadas en distintos ambientes y que experimentaron una repercusión genética y evolutiva totalmente diferente en relación al contacto europeo. Estos tres grupos son: los tlaxcaltecas (procedentes de las tierras altas de México central); los esquimales de la isla de San Lorenzo (localizada en el estrecho de Bering) y los caribes de la isla de San Vicente de las Bajas Antillas.

Los tlaxcaltecas

El estado de Tlaxcala se halla situado en el valle de Tlaxcala-Puebla, en las tierras altas de México central (véase figura 7). Los habitantes de este valle jugaron un papel singular en la conquista de México. Los tlaxcaltecas han sido enemigos tradicionales de los aztecas, quienes vivían en un valle contiguo, y formaron una alianza con Hernán Cortés durante su marcha hacia Tenochtitlán, en 1519. Esta alianza militar, conocida como Segura de la Frontera, protegió a Tlaxcala de muchos de los destrozos de la primera etapa de la colonización, al tiempo que otorgó a su población diversos privilegios especiales, tales como el permiso para llevar armas, el poder viajar a caballo y el ser considerados con el título honorífico de «Don». A cambio, los tlaxcaltecas sirvieron a la corona española como tropas leales, ayudaron a pacificar a los intrusos chichimecs del norte de México, y acompañaban a las fuerzas expedicionarias españolas a diversas zonas del Imperio, tales

como Santa Fe y Nuevo México. En un primer momento, la presencia española en el valle de Tlaxcala se encontraba limitada principalmente a centros administrativos y misiones religiosas, por lo que existía un contacto mínimo con los conquistadores en los poblados rurales, especialmente en aquellos que estaban situados en la falda del volcán La Malinche. Hacia 1580, la población de Tlaxcala se reorganizó como entidad política independiente, con algún grado de autonomía. A pesar del hecho de que los tlaxcaltecas se las arreglaban para impedir muchos de los horrores de la colonización, la población del valle se vio reducida de modo significativo durante el contacto inicial con los españoles.

Existen algunas discrepancias entre las publicaciones de Halberstein, Crawfor y Nutini (1973), y la de Dumond (1976), relativas a la magnitud de la disminución de la población tlaxcalteca en el siglo XVI. Dumond efectúa una estimación del número mínimo y máximo de habitantes a la llegada de los conquistadores para el valle de Tlaxcala de 300.000 y 500.000, respectivamente (Dumond, 1976). Halberstein *et al.* (1973) están de acuerdo con Dumond y emplean el va-

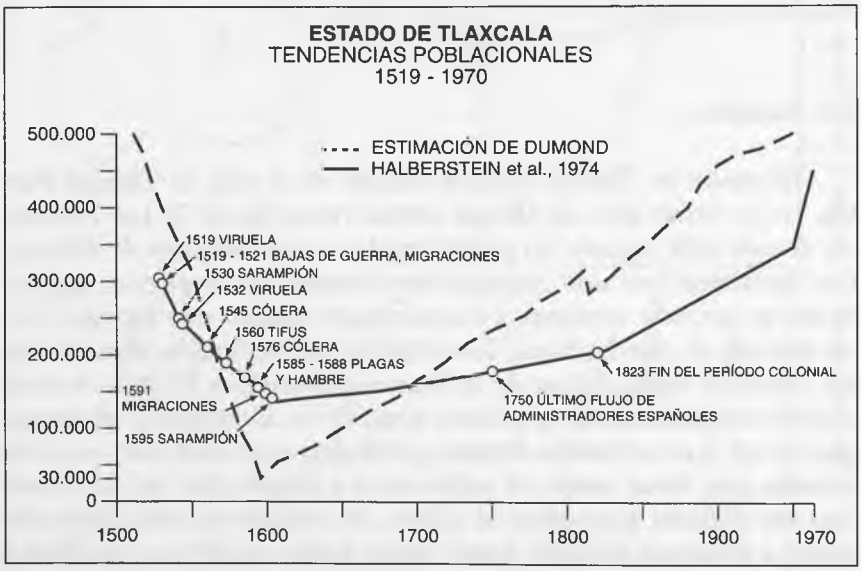

Figura 8. Despoblamiento y recuperación de las poblaciones desde 1519 a 1970 (de Halbertein *et al.*, 1974).

lor más bajo para estimar la población para la misma época. El desacuerdo está relacionado con el nadir poblacional. Dumond propone una disminución de la población de menos del 10 por ciento de su tamaño inicial, mientras que Halberstein y sus colegas (en base a los registros históricos de San Bernardino Contla) proponen una disminución de la población del 30 por ciento respecto al tamaño inicial. La figura 8 muestra la reconstrucción de la reducción poblacional propuesta por Halberstein *et al.* (1973) en el valle de Tlaxcala, así como los efectos de varias enfermedades epidémicas sobre esta disminución. Además de las epidemias, la población disminuyó debido a la mortalidad como consecuencia de varias acciones militares y por el traslado de 400 familias procedentes del estado de Tlaxcala hacia México, en 1591. Si bien un gran número de tlaxcaltecas indígenas perecieron como consecuencia de las enfermedades epidémicas introducidas por los españoles, la tasa de supervivencia no se aproxima a las estimaciones de Dobyn para México de 1 entre 20 ó 25. En el peor de los casos, en Tlaxcala sobrevivía 1 de cada 10 habitantes (Dumond, 1976) ó 1 de cada 3 (Halberstein *et al.*, 1973). El contacto europeo con los tlaxcaltecas no sólo tuvo como consecuencia un cuello de botella genético, sino que causó la deriva de los genes de los tlaxcaltecas desde México central a las zonas del norte de Saltillo, Parras y, posiblemente, Santa Fe.

Existen, además, algunas pruebas que indican que los tlaxcaltecas aportaron diversos genes a las poblaciones de Guatemala y el Valle de México.

La isla de San Lorenzo

La isla de San Lorenzo está situada en el mar de Bering a unos 60 kilómetros de Siberia y a 120 kilómetros de Nome, en Alaska (véase figura 9). Aunque la existencia de la isla de San Lorenzo fue registrada por un explorador ruso en 1658, el contacto con los europeos no se inició hasta el desarrollo de la industria ballenera hacia 1835 (Van Stone, 1958). Dicha industria alcanzó su apogeo en el período de tiempo que transcurre desde 1848 hasta 1885. A lo largo de este período, los balleneros efectuaron numerosas paradas en la isla de San Lorenzo y llevaron a cabo una intensa actividad destructiva de la mayor parte de

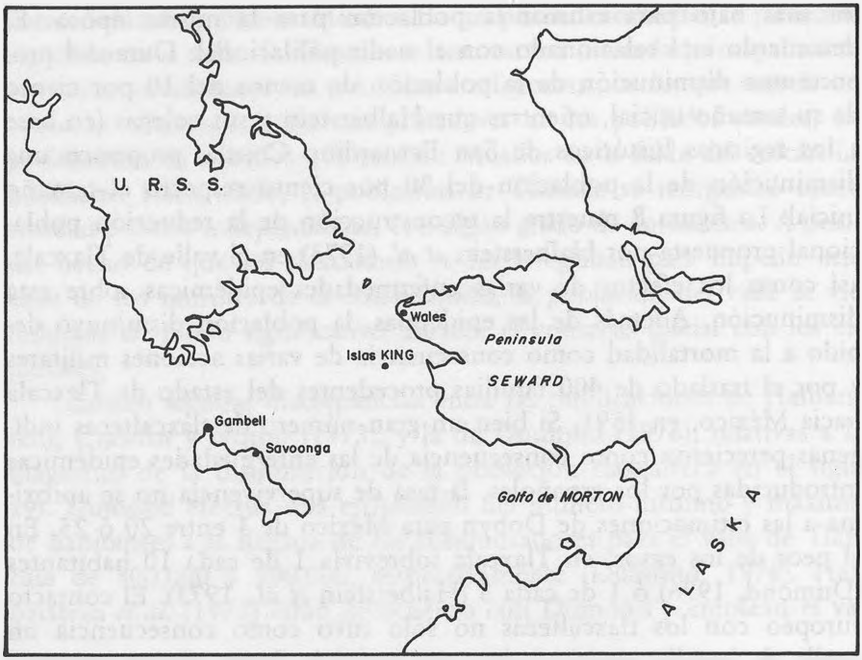

Figura 9. Mapa indicando la situación de la isla de San Lorenzo marcada por la presencia de sus dos poblados, Gambell y Savoonga, Wales Island y King Island (Crawford *et al.*, 1981).

las ballenas y morsas de las costas circundantes, las cuales constituían el recurso alimenticio primario de los isleños.

Antes de la llegada de los exploradores europeos había en la isla de San Lorenzo aproximadamente 4.000 habitantes, que se distribuían en pequeños poblados a lo largo de la zona costera de la isla. En 1878, una serie de epidemias y hambre alcanzó la isla, dejando tras de sí una serie de efectos devastadores. Aproximadamente dos tercios de la población de la isla pereció por enfermedad o por inanición. Inusuales condiciones del tiempo impidieron la formación de una sólida capa de hielo cerca de la costa para poder cazar. Además, hubo escasez de mamíferos marinos debido a las actividades comerciales de los marineros. Estas condiciones climáticas y ecológicas únicas dieron lugar a una gran escasez de recursos alimenticios. No se ha aclarado qué tipo de enfermedades pudieron ser las responsables de las epidemias ocurridas en la isla de San Lorenzo durante este tiempo; sin embargo, se ha responsa-

bilizado de las altas tasas de mortalidad a la disentería, el sarampión, «lengua negra», interpretada como anemia, fiebre escarlata o vitaminosis (Milán, 1973). Probablemente, un efecto sinergético entre las enfermedades y el hambre debe de haber precipitado estas tasas de mortalidad excepcionalmente elevadas. La población de la isla de San Lorenzo continuó decreciendo quedando unas 500 personas con vida en 1880. Hacia 1917, la isla de San Lorenzo alcanzó su nadir poblacional con sólo 222 habitantes, que se concentraron en Gambell (véase figura 10). La reducción poblacional total fue de casi 4.000 habitantes antes de 1835 a 222 supervivientes en 1917, una tasa de superviviencia de 1 entre 20 individuos.

En 1917, se introdujo un rebaño de renos para servir de recurso alimenticio a la población de la isla de San Lorenzo. Las mejores tierras de pastoreo estaban situadas cerca del centro de la isla, por lo que, para mantener el rebaño, la población superviviente de Gambell tuvo que escindirse y establecer el pueblo de Savoonga (Byard, 1981). La mayor parte de los hombres jóvenes y sus familias se trasladaron, para estar cerca del rebaño, a Savoonga, mientras que los supervivientes más

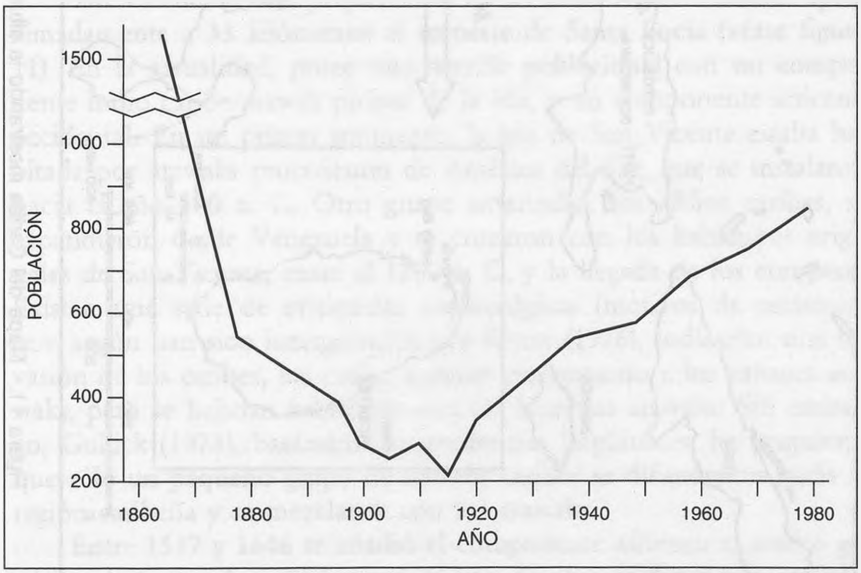

Figura 10. Despoblamiento de la isla de San Lorenzo, desde 1870 a 1970 (Byard, 1981).

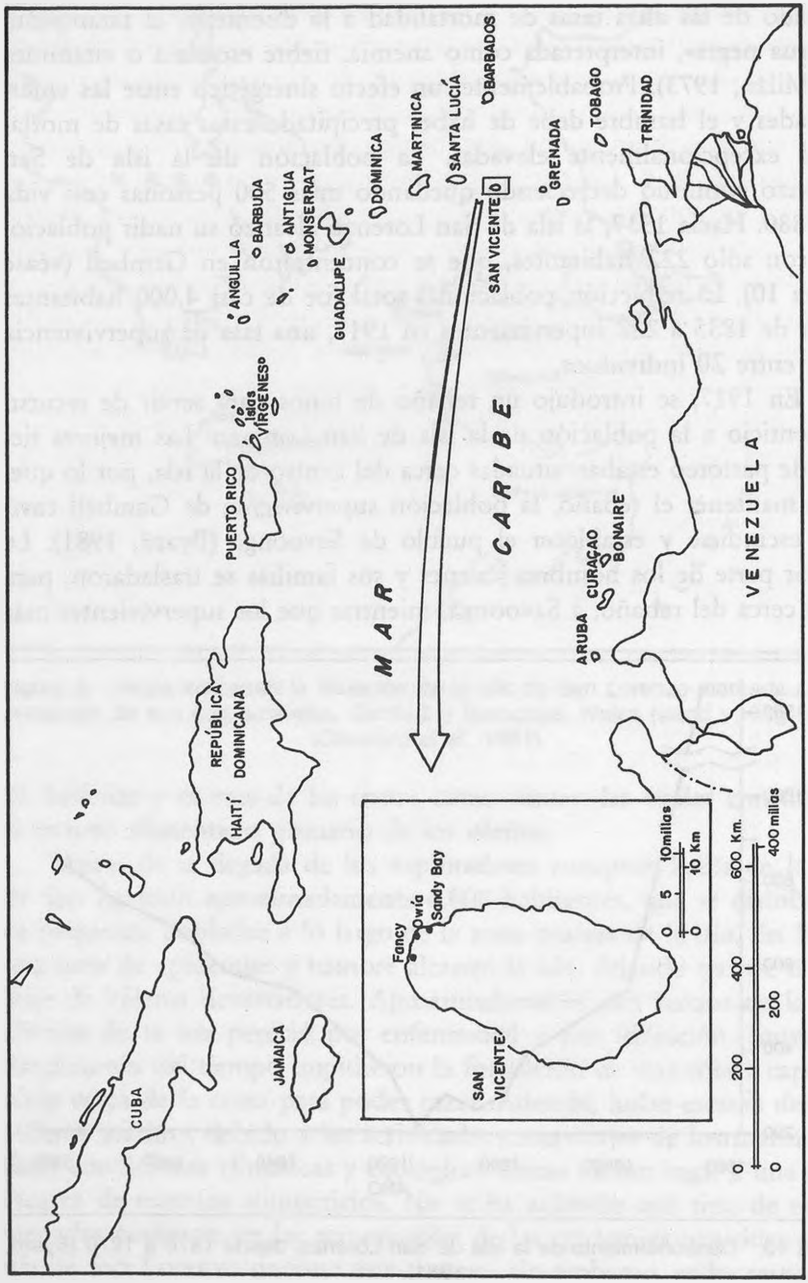

Figura 11. Mapa del Caribe mostrando la situación de la isla de San Vicente (Crawford, 1983).

viejos permanecieron en Gambell (Byard, 1984). Como medida adicional para contrarrestar la disminución poblacional de la isla de San Lorenzo, se llevaron a cabo adopciones de un cierto número de huérfanos procedentes del área continental de Alaska (que hablaban inupik), al tiempo que se arreglaron casamientos con mujeres de los poblados del lado siberiano. De este modo, el cruzamiento genético de los supervivientes con los siberianos —mujeres y eventualmente los huérfanos que habían venido de Alaska— han producido una mezcla única de genes con frecuencias que se hallan a mitad de camino entre Alaska y Siberia (Crawford *et al.*, 1981). Hasta la fecha, la población de la isla de San Lorenzo no ha podido llegar al tamaño original antes del contacto con las poblaciones europeas, lo cual se ha debido en parte al corto período de tiempo transcurrido desde que se alcanzó el nadir poblacional, y a que algunos de los nativos de la isla de San Lorenzo está emigrando a la zona continental de Alaska.

La isla de San Vicente

San Vicente es una pequeña isla de las Bajas Antillas situada aproximadamente a 33 kilómetros al suroeste de Santa Lucía (véase figura 11). En la actualidad, posee una mezcla poblacional con un componente indio caribe/arawak propio de la isla, y un componente africano occidental. En un primer momento, la isla de San Vicente estaba habitada por arawaks procedentes de América del Sur, que se instalaron hacia el año 100 a. C. Otro grupo amerindio, los indios caribes, se expandieron desde Venezuela y se cruzaron con los habitantes originales de San Vicente, entre el 1200 a. C. y la llegada de los europeos. Existen una serie de evidencias arqueológicas (motivos de cerámica) que, según han sido interpretados por Rouse (1976), indicarían una invasión de los caribes, los cuales habrían exterminado a los varones arawaks, pero se habrían hibridado con las hembras arawaks. Sin embargo, Gullick (1978), basándose en evidencias lingüísticas, ha propuesto que sólo un pequeño grupo de nativos caribes se difundieron hacia la región caribeña y se mezclaron con los arawaks.

Entre 1517 y 1646 se añadió el componente africano al acervo genético de los caribes. Se han propuesto diversas explicaciones en relación a la procedencia de este componente africano: 1) esclavos esca-

pados de Barbados, una isla cercana, centro del comercio caribeño de esclavos; 2) incursiones de los nativos caribes en los asentamientos europeos, retornando con cautivos africanos; y 3) hundimiento de un galeote del siglo XVIII que transportaba esclavos con destino a Barbados. En cualquier caso, este componente africano se mezcló con los amerindios para producir lo que se ha dado en llamar la población caribe negra (o población garifuna), un grupo excepcionalmente exitoso, que fue deportado por los británicos en 1798 a las islas Bay. La flota española los llevó posteriormente a Honduras, desde donde se expandieron y colonizaron la mayor parte de la costa de América Central.

No existen estimaciones fiables acerca del número de amerindios que habitaban la isla de San Vicente antes de la llegada de los europeos. Charles Gullick (1984) estima la población de la isla de San Vicente en unos 5.000 habitantes. Esta cifra incluye tanto a los caribes como a los africanos, aun cuando el componente amerindio haya sido estimado en unos pocos cientos de individuos. Después de la segunda guerra del Caribe (1795-1805), unos 2.000 caribes negros fueron deportados a las islas Bay. González (1984) propone que un total de 4.200 caribes negros (una población híbrida afro-amerindia) se rindieron a las fuerzas británicas en julio de 1976, pero sólo 2.026 llegaron realmente a Roatan. La investigadora atribuye esta discrepancia numérica a una epidemia devastadora (quizás tifus) durante el internamiento de los garifunos cautivos en la isla Baliseau.

Los caribes negros que, de algún modo u otro, permanecieron en la isla evitando la deportación británica en 1797, dieron lugar a los entre 1.100 y 2.000 garifunos residentes en la actualidad en la isla de San Vicente. Esta población contemporánea de caribes negros de San Vicente provienen de un total de 45 individuos, algunos de los cuales estaban emparentados (Gullick, 1984). Por tanto, esta población hibridada ha experimentado un considerable efecto genético de cuello de botella. En cuanto a su morfología, los caribes negros parecen provenientes de África; sin embargo, las frecuencias de sus gammaglobulinas (GMs) revelan que entre el 32 y el 42 por ciento de sus genes poseen un origen amerindio (Schanfield *et al.*, 1984). De este modo, la única evidencia que queda de la otrora presencia de los caribes y los arawaks en la isla de San Vicente son los caribes negros, que presentan un alto grado de mestizaje. Lo mismo puede decirse de Dominica, donde existen poblaciones afro-indias en la actualidad.

Deberían aprenderse unas cuantas lecciones del estudio de la dinámica de despoblamiento de los tres ejemplos del Nuevo Mundo mencionados en este capítulo. El impacto de la importación de enfermedades difiere según la cultura de la población afectada, la naturaleza de la conquista y de los episodios históricos específicos que acompañaron al contacto con los europeos. Puede decirse, de un modo superficial, que la población más afectada fue la de la isla de San Vicente, donde una serie de eventos, tales como guerras, esclavitud y enfermedades epidémicas casi aniquilaron a la población. No obstante, algunos de los genes procedentes de la población amerindia original fueron preservados en la población afro-india de caribes negros. De hecho, el componente amerindio de San Vicente se desplazó a la costa de América Central, donde puede encontrarse en los casi 100.000 garifunos distribuidos a lo largo de un extenso territorio. De este modo, en términos evolutivos, la población indígena de la isla de San Vicente tuvo de hecho éxito, con la difusión y continuación de sus genes dentro de nuevas combinaciones de grupos colonizadores. Otras poblaciones isleñas del Caribe no fueron tan «afortunadas» evolutivamente con su desaparición inicial. Los tlaxcaltecas fueron los «menos afectados» por sus contactos con los españoles, ¡incluso cuando resulta ridículo afirmar que la muerte de al menos 200.000 indios procedentes de un mismo valle signifique verse menos afectado! Por su parte, los patrones de mortalidad de los esquimales de la isla de San Lorenzo ilustran de un modo trágico los resultados de los efectos sinergéticos de las enfermedades, el hambre y la irrupción cultural, actuando en conjunto y reduciendo la población de 4.000 a 200 individuos en menos de 50 años.

Consecuencias evolutivas de la disminución poblacional

La Conquista y sus secuelas abocaron a la totalidad de la población amerindia hacia un gigantesco cuello de botella genético. La reducción de los genes amerindios en unas relaciones de 1 a 3 ó de 1 a 25, sugiere una considerable pérdida de variabilidad genética dentro de las poblaciones del Nuevo Mundo. ¿Quiénes sobrevivieron a las epidemias? Es bastante improbable que la supervivencia fuese una cuestión genética de tipo aleatorio. Probablemente, los más jóvenes y los más viejos fueron los primeros en morir, seguidos de las madres em-

barazadas y en período de lactancia. Rene Dubos (1966) señaló que en la década de 1890 tuvo lugar una tasa de mortalidad por tuberculosis de 9.000 individuos de una población de 100.000 habitantes. La reserva india del valle de Qu'Apelle, en Saskachewan, padeció una epidemia de tuberculosis en la que perecieron la mitad de las familias en las tres primeras generaciones de la epidemia, y en donde murieron casi el 50 por ciento de los niños. Las familias que sobrevivieron poseían probablemente una mayor variabilidad en su sistema inmune encargado de responder al bacilo de Koch.

Los amerindios de hoy son, sin duda, diferentes de aquellos antecesores anteriores a la Conquista, en relación a muchos sistemas genéticos. Lo más probable es que aquellas características genéticas que confieren alguna ventaja selectiva bajo las condiciones de la Conquista sean las más numerosas en las poblaciones amerindias contemporáneas. Las distribuciones de las frecuencias génicas de las poblaciones amerindias deben de haber sido, por tanto, distorsionadas por los efectos del cuello de botella genético. Además, las frecuencias génicas de las poblaciones nativas fueron modificadas posteriormente por el flujo genético masivo o por el mestizaje con las poblaciones europeas y africanas, oscureciendo así, probablemente, los patrones anteriores a la Conquista. Como resultado, se debería poner un gran cuidado en la interpretación de los sofisticados análisis multivariantes de las distribuciones de las frecuencias génicas de las poblaciones del Nuevo Mundo basadas en las muestras recogidas por varios investigadores que utilizan una multitud de técnicas de muestreo diferentes.

Impacto de las enfermedades del Viejo Mundo

La población amerindia del Nuevo Mundo evolucionó a lo largo de siglos en un relativo aislamiento respecto a las poblaciones del Viejo Mundo, quienes eran mayoría numérica en el planeta. El encuentro cultural y demográfico entre los dos continentes es uno de los episodios más trágicos en la historia de las poblaciones de la Tierra. La población del Nuevo Mundo fue reducida de más de 44 millones de habitantes a dos o tres millones en menos de 100 años, siendo conquistada por un pequeño grupo de europeos.

Ahora bien, dado el inmenso tamaño de la población aborigen del Nuevo Mundo al llegar los europeos ¿cómo pudo un pequeño grupo de colonizadores o conquistadores españoles subyugarlos? El arma principal fue las enfermedades. Éste fue uno de los primeros usos de la «guerra biológica» a escala masiva. Como expresa T. Dale Stewart «la viruela, y no la guardia española fue el factor decisivo en la caída de México en 1520» (Stewart, 1960). En muchos casos, las enfermedades del Viejo Continente precedieron a las invasiones europeas organizadas en casi 100 años. Cook (1973) señala que la costa de Nueva Inglaterra era conocida por los explotadores desde 1497 y que los pescadores europeos permanecieron fuera de la zona costera de Newfoundland y Nueva Escocia durante todo el siglo XVI, de hecho, una epidemia desatada en 1617, algunos años antes de que los europeos se asentaran en Plymouth, había «suavizado» a los indios del lugar. Percy Ashburn (1947) afirmaba que los asentamientos ingleses no hubieran sido posible si la importación de enfermedades no hubiera ablandado previamente el terreno. Posiblemente, sin las consecuencias de la viruela, Francisco Pizarro no habría tenido éxito en su conquista del Imperio Inca de Perú. La primera epidemia de viruela comenzó en México, en la ciudad de Vera Cruz, durante el primer contacto de Cortés, efectuado en 1519. Esta enfermedad se extendió hacia Guatemala y seguidamente hacia lo que es hoy el norte de Perú, entre 1524 y 1526. El emperador inca y su corte, incluyendo el único heredero legítimo, contrajeron viruela y murieron, dejando tras de sí la división del Imperio entre distintos rivales, lo cual dio como resultado la debilitación de su poder, permitiendo al mismo tiempo que se llevase a cabo la conquista del Imperio. De este modo puede concluirse que la importación de enfermedades fue el mejor arma europea contra las poblaciones indígenas del Nuevo Mundo, sirviendo posiblemente como «avanzadilla» letal, una y otra vez, en el proceso de conquista del continente americano. Marshall Newman, en sus clases impartidas en la Universidad de Washington, en el curso de Indios americanos, solía hacer hincapié en el hecho de que la conquista del oeste fue ganada por los Estados Unidos con mantas infectadas con viruela dadas a los indios.

¿Eran los indios más susceptibles, en términos genéticos, a las enfermedades del Viejo Mundo? Crosby (1974) menciona las palabras de un misionero alemán quien afirmaba, en 1699, que los amerindios morían tan fácilmente que «el mero hecho de mirar y respirar a los espa-

ñoles les causa una rendición del alma». Centerwall y sus colegas (1968) observaron, durante una expedición a la selva tropical del Amazonas la acción de una epidemia de sarampión en una población yanomama «virgen» de América del Sur. Los investigadores fueron capaces de seguir los efectos de esta epidemia y llegaron a la conclusión de que la epidemia se cobraba el mismo número de muertes que las que se observaban en poblaciones europeas que no se habían expuesto repetidamente a la enfermedad. La malaria y la fiebre amarilla fueron enfermedades que afectaron con iguales consecuencias fatales tanto a los europeos como a los indios, cuando fueron introducidas en el Nuevo Mundo por los esclavos africanos. En Europa, por su parte, las epidemias ocasionadas por la viruela, la fiebre amarilla y la gripe fueron extremadamente graves, ocasionando una alta mortalidad. En el Nuevo Mundo se producían de algún modo unas tasas más elevadas de mortalidad ya que los efectos de las enfermedades eran potenciados por el hambre, la esclavitud y el cansancio físico. De este modo, no parece que los amerindios tuviesen especial sensibilidad o susceptibilidad a la importación de enfermedades del Viejo Mundo.

Entonces, si no existía una especial susceptibilidad, ¿por qué fue tan salvaje la importación de enfermedades del Viejo Mundo sobre las poblaciones amerindias a la llegada de los europeos? Se han ofrecido un buen número de hipótesis para explicar este fenómeno:

La pantalla de frío

Stewart (1960) fue el primero en explicar la susceptibilidad de los amerindios en términos de su teoría de «la pantalla de frío». Esta teoría sugiere que la migración de los siberianos a través del Ártico hacia el Nuevo Mundo previno el flujo de ciertas enfermedades. Newman (1976) está de acuerdo en la validez de la teoría de la pantalla de frío, especialmente en aquellas enfermedades causadas por patógenos que poseen parte de sus ciclos vitales fuera del cuerpo del hospedador. Así, menciona como ejemplo al anquilostoma, cuyos huevos y larvas no pueden sobrevivir en suelos que se hallen a temperaturas por debajo de los 13 grados centígrados. Varios insectos que actúan como vectores de ciertas enfermedades, tales como el mosquito Anopheles, no puede tampoco sobrevivir en el frío del Ártico.

Base poblacional y mantenimiento de las enfermedades

Las enfermedades que afectan a un gran número de individuos, como el sarampión, la viruela, la rubeola, el cólera, las paperas y la varicela, requieren la existencia de una población extensa para poder mantenerse permanentemente (Cockburn, 1963; 1967). Cockburn (1967) afirma que se necesita una población de alrededor de un millón de personas para mantener el sarampión como infección endémica. Sin embargo, en el Nuevo Mundo no existían poblaciones de tal tamaño, a excepción, probablemente, de los altiplanos de México y Perú. No obstante, Lucille H. St. Hoyme (1969) afirma que en los tiempos en que los europeos llegaron al Nuevo Mundo las condiciones eran favorables para la propagación de las epidemias, señalando que con el advenimiento de la agricultura intensiva, los centros poblacionales y las ciudades estado aparecieron en América del Norte, proporcionando así un auténtico depósito para el mantenimiento de algunas de las enfermedades que requieren un elevado número de habitantes. La mayoría de estas enfermedades hicieron probablemente su aparición endémica en el Viejo Mundo con la revolución agrícola, hace algo menos de 10.000 años. Por tanto, los pobladores siberianos que migraron hacia el Nuevo Mundo presentaban un número insuficiente de individuos como para mantenerlas en un período de alrededor de un año, por lo que «perdieron» estos patógenos antes de cruzar el estrecho de Bering.

Animales domésticos como depósitos

Marshall Newman (1976) ha sugerido que el estado relativamente libre de enfermedades de las poblaciones del Nuevo Mundo antes de la llegada de los exploradores europeos era debido a la falta de animales domésticos que actuasen como depósito para la transmisión horizontal de las enfermedades. Esta idea, se basa en la observación de McNeish (1964), de que el Nuevo Mundo poseía muchas plantas domesticadas, pero pocos animales. Este escaso número de especies de animales domésticos estaban representados por el perro, el pavo, las llamas de América del Sur y otros artiodáctilos emparentados con el camello. Allison *et al.* (1982) describe varios perros precolombinos que se hallaban momificados en Chile. En contraste, el Viejo Mundo po-

seía numerosas especies de animales domesticados, pero pocas especies vegetales. De este modo, las poblaciones del Nuevo Mundo padecerían pocas zoonosis (infecciones procedentes de animales transmitidas a los humanos a través de las garrapatas, diversos ácaros, mosquitos y otros artrópodos mordedores). Sin embargo, Cockburn (1967), señala que enfermedades asociadas con animales, tales como el botulismo, eran padecidas por los esquimales de Alaska al consumir *muktuk* (piel y grasa de ballena). Del mismo modo, estas enfermedades pueden transmitirse horizontalmente comiendo *utjak* (aletas de foca mantenidas al calor durante varios días hasta que la piel se cae y la carne queda en su punto), consumido con frecuencia por los esquimales de la península del Labrador. Mientras me encontraba efectuando trabajos de campo en la isla de San Lorenzo, pude observar cómo la población continuaba consumiendo *muktuk*, si bien ponían buen cuidado en su conservación en frío.

Enfermedades propias del Nuevo Mundo

Los primeros viajeros que llegaron al Nuevo Mundo hacían comentarios románticos de la vida de las poblaciones aborígenes que hallaron, considerándola como una vida pacífica y libre de enfermedades. Esta visión romántica de una vida idílica de los amerindios antes de la llegada europea persiste incluso en libros científicos. Si estas poblaciones eran verdaderamente tan sanas, la consecuencia directa debía de haber sido una esperanza de vida superior de la que realmente existía. Sin embargo, numerosas investigaciones sobre tasas de supervivencia o de esperanza de vida dentro de las poblaciones amerindias precolombinas basadas en evidencias fósiles revelan valores bajos. Por ejemplo, la esperanza de vida media en Pecos Pueblo, en el suroeste de los Estados Unidos, era de 15 a 20 años (Ruff, 1981). Se han verificado tasas semejantes para el yacimiento de arikara de Larson, con un valor de 13,2 años de probabilidad de vida al nacer, y de 18,6 años en el yacimiento de Indian Knoll (Owsley y Bass, 1979). Así mismo, las evidencias fósiles dan cuenta de numerosos traumatismos e indicios de batallas, sugiriendo un patrón de existencia bastante lejos de aquel paisaje idílico y pacífico dibujado por los románticos.

¿Qué tipo de enfermedades se hallaban presentes en el Nuevo Mundo antes de la llegada europea? ¿Qué evidencias poseemos para reconstruir el patrón de enfermedades precolombinas?

Las tres principales fuentes de información acerca de la situación de las enfermedades entre los amerindios antes de la llegada europea son: 1) observaciones e informes redactados por los colonos, curas y conquistadores europeos, si bien, la fiabilidad de estos informes es un asunto a debatir. A menudo, las fiebres y los sarpullidos eran confundidos, al tiempo que varias enfermedades no se reconocían en absoluto, hechos nada sorprendentes, dado el estado de los conocimientos médicos en la Europa del siglo XVI; 2) unos pocos relatos indígenas, como el informe maya inmediatamente anterior a la Conquista, contenido en el Libro de *Chilam Balam*. Sin embargo, estas nostálgicas descripciones de la vida antes de la llegada de Cortés son casi idílicas. De acuerdo con este libro, no existían las enfermedades, no había dolores óseos ni fiebres altas, malestares pectorales o dolores de cabeza. Los extranjeros que habían llegado eran culpados de todos estos males ¡y en muchos casos con justicia!; 3) observaciones paleopatológicas. Se han escrito numerosos artículos acerca de las evidencias óseas de la ocurrencia de enfermedades precolombinas en el continente americano. Algunas enfermedades, como la sífilis, la tuberculosis y la artritis dejan marcas identificables en los huesos de las víctimas, pruebas que han sido utilizadas para reconstruir la presencia de algunas enfermedades. Desgraciadamente, hay muchas enfermedades que no dejan marcas en los huesos, especialmente las enfermedades virales, que matan con rapidez o que permiten a quien la padece recobrarse sin dejar ninguna marca en los huesos. Por otro lado, el estudio de tejidos momificados permite la identificación no sólo de microorganismos sino también de los anticuerpos producidos contra los agentes virales. El desarrollo reciente de las técnicas de extracción o identificación de ADN procedente de patógenos contaminantes, debería de dar lugar a una mayor precisión en la identificación de las enfermedades precolombinas del Nuevo Mundo; 4) el estudio de los coprolitos (heces disecadas) permite el reconocimiento de parásitos intestinales. Gracias a las investigaciones en este campo se han encontrado variaciones parasitarias dependiendo de las condiciones ecológicas y nutricionales (Reinhard, 1988).

La lista de las enfermedades aborígenes más probables del Nuevo Mundo (basada principalmente en Newman, 1976) es como sigue:

1. Sífilis no venérea y pinta. Existe cierta controversia acerca del origen de la sífilis y de otras infecciones causadas por treponemas. Así, se han sugerido tres hipótesis para el origen de la treponematosis en el Nuevo Mundo: 1) los treponemas humanos eran endémicos tanto en América como en el Viejo Mundo; 2) la enfermedad fue llevada a Europa, posiblemente por la tripulación de Colón; y 3) la sífilis fue introducida en el Amércia, procedente del Viejo Mundo. Algunos autores afirman que aunque existan diversas controversias sobre el origen de la sífilis, las infecciones de treponemas en su forma de pinta, así como posiblemente otras infecciones, existían en América antes de la llegada de Colón (Hudson, 1965). Estas infecciones eran no venéreas y causaban molestias ligeras de corta duración. Hudson (1965) ha sugerido que estas diferentes infecciones causadas por treponemas se deben a diferentes adaptaciones de *Treponema pallidum* a diversos ambientes. Existen algunas evidencias fósiles para confirmar la presencia en el Nuevo Mundo de las infecciones causadas por treponemas. Reichs (1989) describe un esqueleto procedente del sureste de los Estados Unidos con lesiones craneales y poscraneales, que indican con alta probabilidad una treponematosis. Este artículo, junto con muchos otros (Bullen, 1972; El Najjar, 1979; Elting y Starna, 1984; Powell, 1986 y Bogdan y Weaver, 1988) apoyan la presencia de treponemas en las poblaciones prehistóricas del Nuevo Mundo.

2. Artritis. Los restos fósiles amerindios de la etapa precolombina proporcionan pruebas considerables de la presencia de la artritis en el Nuevo Mundo antes de la llegada de los europeos. Por ejemplo, Ortner y Utermohle (1981) han encontrado artritis inflamatoria poliarticular en un esqueleto hembra de 35-40 años de edad, procedente de la isla Kodiak, y fechado con anterioridad al 1200 d. C. Las lesiones óseas asociadas con las articulaciones suponen su porosidad y destrucción superficial. Las series fósiles más grandes del Nuevo Mundo han sido estudiadas por Charles Snow, quien observó que aproximadamente el 60 por ciento de un total de 1.234 esqueletos procedentes del yacimiento de Indian Knoll, en Kentucky, habían sufrido artritis lumbar. Por ello, se considera a la artritis como enfermedad común de los amerindios a lo largo de su historia.

3. Gusanos redondos, especialmente ascárides y otros endoparásitos. Algunos de estos parásitos han sido identificados en momias precolombinas (Allison *et al.*, 1974) mientras que otros han sido estudia-

dos dentro de coprolitos procedentes de varios yacimientos (Reinhard, 1988). Concretamente, Reinhard, da cuenta de una serie de pruebas de la existencia de ocho especies diferentes de parásitos helmintos, incluidos nematodos, cestodos y acantocéfalos, en yacimientos arqueológicos de la meseta del Colorado. De acuerdo con Confalonieri *et al.* (1991), *Ascaris lumbricoides* constituye un parásito de los indios de Amércia del Norte que pudo llegar hasta Sudamérica.

4. Patógenos bacterianos como estreptococos y estafilococos. Ortner (1972) ha descrito algunas lesiones óseas que sugieren infecciones por estafilococos en poblaciones precolombinas del Nuevo Mundo.

5. Leishmaniasis americana (protozoaria). Uta constituye una enfermedad protozoaria ulcerosa transmitida por una serie de moscas de la arena llamada leishmaniasis americana. Ha sido representada gráficamente, pudiéndose observar en una vasija datada entre el año 100 a. C. y el 700 d. C., procedente de la costa norte del Perú.

6. Tripanosomiasis americana (protozoaria, transmitida por insectos). El mal de Chagas es, tras la Malaria, la enfermedad transmitida por vectores, que más se presenta en América del Sur (Rothhammer *et al.*, 1985). Esta enfermedad es causada por el parásito protozoario *Trypanosoma cruzi*, el cual se transmite comúnmente mediante chinches. Carpintero y Viana (1980) han sugerido que estas chinches se adaptaron a la vida en viviendas humanas de América del Sur hacia el año 500 de nuestra era, cuando los conejillos de indias constituían la fuente alimenticia primaria. Antes de ser domesticados, estos pequeños roedores sirvieron probablemente como hospedadores para los Triatominae (chinches). Rothammer y sus colegas describen la presencia aparente del mal de Chagas en algunas de las 35 momias procedentes de yacimientos, datadas con radiocarbono entre el 470 a. C. y el 600 d. C. Algunos de estos cadáveres momificados presentaban «megasíndromes», un alargamiento de órganos con cavidades internas (como el cólon, el corazón y el esófago) provocado por la denervación de sus plexos nerviosos internos por la actuación dañina del tripanosoma (Koeberle, 1968).

7. Anquilostoma. Allison y sus colegas han observado la presencia de *Ancyclostoma duodenale* en una momia procedente de la costa peruana, datada hacia el 900 d. C. Sin embargo, existen algunas dudas respecto al origen de este parásito en el Nuevo Mundo, ya que el es-

tado larvario de estos organismos no podría haber sobrevivido a la Pantalla de Frío (Fonseca, 1969). Además, Ferreira *et al.* (1980; 1983) descubrieron huevos de anquilostomas en coprolitos humanos procedentes de un yacimiento arqueológico datado en Brasil hace más de 7.000 años. Estos descubrimientos son difíciles de explicar ya que, para que los anquilostomas puedan llevar a cabo su acción infecciosa, deben pasar una parte de su ciclo vital en el suelo. Araujo *et al.* (1988) afirma que esta infección no podría haber cruzado el estrecho de Bering, y que sólo puede explicarse mediante un contacto transpacífico.

Las pruebas documentadas de la infección parasítica humana más antigua corresponden al helminto *Enterobius vermiculasis*. Así, se ha descrito su presencia en coprolitos a los que se atribuyen una antigüedad de más de 10.000 años (Fry y Moore, 1969). Este parásito pudo haber sido transportado a través del estrecho de Bering, ya que su ciclo vital no requiere una fase de desarrollo en el suelo, sino que puede ser transmitido directamente de hospedador a hospedador.

8. Gripe vírica, neumonía y otras enfermedades respiratorias (Allison *et al.*, 1974; Newman, 1976).

9. Salmonella, botulismo y otros agentes causantes de la infección de alimentos. Se han registrado casos de envenenamiento de alimentos en poblaciones esquimales y amerindias. La mayor parte de estos casos constituyen zoonosis, esto es, transmitidas por medio de carne infectada (Cockburn, 1971). Ferreira *et al.* (1984) encontraron huevos de *Diphyllobothrium pacificum*, un parásito de león marino, en coprolitos humanos del norte de Chile. Con toda seguridad, este parásito fue adquirido por los humanos al consumir leones marinos o peces que actúan como hospedadores intermedios.

10. Fiebres provocadas por rickettsias, como la enfermedad de verruca o de carrión. La enfermedad de carrión es una infección provocada por una bacteria, la *Bartonella bacilliformis*, y transmitida por la mordedura de diversas especies de moscas de la arena, como *Phlebotomus verrucarum*. Esta enfermedad posee dos etapas: 1) una intensa fiebre, frecuentemente mortal, y anemia (fiebre de oroya); 2) los individuos que sobreviven a esta etapa febril desarrollan la etapa verrucosa, que consiste en que el cuerpo del enfermo se recubre de nódulos verrucosos que varían en tamaño de 2 a 50 mm. Esta enfermedad, que provoca normalmente la muerte, ha sido observada por Allison *et al.* (1974) en un momia procedente de una localidad próxima a Nazca, en

Perú. Hay evidencias procedentes de cerámicas datadas hace 2.000 años de la presencia de la enfermedad de carrión en América del Sur.

11. Las enfermedades provocadas por deficiencias nutricionales, donde el bocio se encuentra entre los casos más demostrables (Borhegi y Scrimshaw, 1957). Algunas de las minusvalías y patologías asociadas con las deficiencias nutricionales se hallan representadas gráficamente en las cerámicas mochicas del Perú. Un estudio de series de cráneos de tiempos históricos y prehistóricos de los indios anasazi, en el sudoeste de los Estados Unidos, han revelado la presencia de hiperosteosis porosa, una condición que refleja aparentemente el incremento de la actividad de la médula ósea. Estas investigaciones, llevadas a cabo por El-Najjar *et al.* (1976) demostraron que aquellos amerindios fuertemente dependientes del maíz presentan unas tasas más altas de hiperosteosis porosa que aquellos grupos que consumen alimentos animales, más ricos en hierro, ya que una alta dependencia y consumo del maíz interfiere en la absorción del hierro. Además, un análisis del material óseo procedente de un niño indio anasazi con hiperosteosis porosa, reveló unos niveles más bajos de aminoácidos con grupos hidróxilos y con cadenas laterales ácidas (Von Endt y Ortner, 1982). Estos datos sugieren la ausencia de un enzima o cofactor, como pudieran ser los iones ferrosos de la dieta, al tiempo que proporciona una explicación plausible a la presencia de ciertas clases de lesiones óseas que se presentan en las colecciones de esqueletos amerindios. De este estudio se desprende que la hiperosteosis porosa se produce por una anemia provocada por la deficiencia de hierro que debió haber de estado presente en las poblaciones americanas con anterioridad a la llegada de los europeos.

12. Tifus. Existen evidencias que indican que el tifus es una enfermedad que se encontraba presente antes de la llegada europea. Los aztecas llamaban a esta enfermedad Matlazanahuatl y la representaban dibujando individuos indios padeciendo hemorragia nasal y manchas por todo el cuerpo. Ashburn (1947) también ha observado el tipo moderado de esta enfermedad en Perú, sugiriendo la adquisición de inmunidad, debido al largo tiempo en que el tifus ha estado en contacto con la población. En este sentido, afirma que el tifus era conocido en Perú desde el siglo XVI y que nunca había causado epidemias tan grandes como las de México. Se puede mantener que esta enfermedad fue llevada al Nuevo Mundo hace 400 años (16 ó 20 generaciones) por lo

que se ha convertido en una enfermedad clínicamente silenciosa. En este sentido, desconoce el tiempo necesario para que una población completa se inmunice de modo natural contra una enfermedad propia de las poblaciones numerosas.

13. Tuberculosis. La presencia de tuberculosis en las poblaciones precolombinas ha sido propuesta por varios investigadores, quienes han observado las lesiones que delatan dicha enfermedad en la columna vertebral, en restos de esqueletos y en la representación de «jorobados» en la cerámica peruana, caracterizando posiblemente la destrucción de algunas vértebras en estados avanzados de la enfermedad. Así mismo, Allison *et al.* (1974) encontraron tuberculosis en momias peruanas.

14. Enfermedades heredables. Existen una serie de enfermedades heredables que dejan huellas en los restos fósiles. Por ejemplo, Cybulski (1988), describe la incidencia de braquidactilia (metacarpos o metatarsos desproporcionadamente cortos) en una serie de esqueletos precolombinos de Prince Rupert Harbour, en Canadá.

15. Infecciones humanas causadas por trematodos. Se ha encontrado un huevo de trematodo (perteneciendo probablemente al género Opisthorchis, Clonorchic o Heterophyes) que se hallaba dentro de un coprolito procedente de Glen Canyon, al sureste de Utah (Moore *et al.*, 1974). Las infecciones provocadas por trematodos requieren normalmente dos hospedadores intermediarios: caracoles y peces, contrayéndose al ingerir alguno de estos intermediarios que se encuentren infectados. Los trematodos pueden invadir los conductos biliares y pancreáticos o la pared intestinal, provocando diversos cuadros patológicos e incluso la muerte. Es posible que este único huevo no proceda de una infección humana, sino del consumo de algún pájaro u otro hospedador que estaba infectado.

La mayor parte de estas enfermedades enumeradas por Newman son sobre todo endémicas y crónicas (ocurren a largo plazo y son en su mayor parte no contagiosas), un tipo de enfermedades que se podría esperar que ocurriesen en pequeños y aislados poblados indios. Aparentemente, los amerindios no experimentaron los azotes repentinos de las epidemias de enfermedades infecciosas, sino que eran «poblaciones vírgenes» con respecto a la mayoría de las enfermedades importadas del Viejo Mundo. Dobyns sugiere la ocurrencia de algunas enfermedades típicas de las poblaciones grandes, dado el elevado número de habitantes del Imperio Inca y del Imperio Azteca. Así, postula que las enfer-

medades de uta, verruca y de carrión pueden haber alcanzado proporciones epidémicas en el Imperio Inca de Perú, mientras que el tifus puede haber azotado el Imperio Azteca de las tierras altas de México.

Importación de enfermedades del Viejo Mundo

P. M. Ashburn (1947) ha enumerado tres enfermedades importantes «por orden de horreres provocados: viruela, tifus y sarampión», designándolas como las «tropas de choque de la Conquista». Mientras los orígenes del tifus presenta controversias y puede, de hecho, proceder del Nuevo Mundo, junto con las otras dos enfermedades importadas este trío causó estragos en las poblaciones no inmunizadas del continente americano. La gravedad de las epidemias asociadas con estas enfermedades se ha descrito con anterioridad en este mismo capítulo. Además de estas tres enfermedades mortales, fueron llevadas, desde Europa y África, otras muchas enfremedades contagiosas, entre las que se encuentran: la malaria, la fiebre amarilla, la varicela, la tos infecciosa, la fiebre escarlata, la difteria, la plaga, la fiebre tifoidea, la poliomelitis, el cólera, el tracoma, la triquinosis y varios tipos de tenias. Algunas de estas enfermedades se cobraban más víctimas que otras. Entre las más mortíferas se encontraba la malaria, que había sido introducida en el Nuevo Mundo por los esclavos africanos procedentes del oeste de África y que se hallaban infectados con *Plasmodium falciparum*, el más mortífero de todos los organismos causantes de malaria. Este plasmodium infectó al vector anófeles más eficaz del Nuevo Mundo, *Anopheles darlingi*, quien a su vez comenzó a infectar a los amerindios y a los europeos. La presencia de la malaria se cobró gran número de víctimas a lo largo de la costa de América Central entre los amerindios que habitaban históricamente dichas zonas. Al contrario que las poblaciones del Viejo Mundo, tales como las poblaciones africanas o los pueblos mediterráneos que vivían en las zonas afectadas por la malaria, los amerindios no poseían protección genética contra este enfermedad. Concretamente, carecían de variantes de la hemoglobina, no poseían una deficiencia de concentración de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G-6-PD), ni presentaban alelos nulos de Duffy en niveles polimórficos. De este modo, la introducción de la malaria diezmó a los amerindios que habitaban las zonas costeras, al tiempo que abrió las puertas a la colonización de esta región por los

caribes negros y los criollos, que poseían las adaptaciones genéticas contra la malaria, así como los vestigios de las culturas amerindias necesarios para la utilización eficiente de los recursos naturales.

Conclusión

Al comienzo de este capítulo he hablado de las implicaciones evolutivas del despoblamiento masivo experimentado por los pueblos del Nuevo Mundo. La mayor parte de estos efectos fueron debidos a la elevada mortalidad asociada con las diversas enfermedades epidémicas. Sin embargo, los efectos evolutivos de las epidemias pueden amortiguarse por medio de una elevada fertilidad. En una simulación efectuada por ordenador de una población tlaxcalteca (Cuanalán) a la que se le hacía padecer una serie de epidemias, Keneth Turner (1976) demostró que en pueblos pequeños donde la epidemia se ve seguida rápidamente de un reemplazamiento de los jóvenes que han muerto, las varianzas genéticas fluctúan menos que en poblaciones estables o en situaciones epidémicas sin un ajuste de la fertilidad. Así, los patrones demográficos observados en Cuanalán, que consisten en picos periódicos de mortalidad debidos a las epidemias seguidos de picos de fertilidad de uno o dos años, minimizan en términos genéticos los efectos de los procesos estocásticos provocados por la reducción poblacional propia de una epidemia. Desgraciadamente, la mayoría de las poblaciones aborígenes se enfrentaron inicialmente a epidemias que no eran ni cíclicas ni simplemente afectaban a los jóvenes y a los ancianos. Las enfermedades asolaron a todos los grupos de edades en muchas de las sociedades aborígenes debido a que la parte de la población que normalmente se encuentra mejor preparada, los adultos, se hallaban esclavizados. De este modo, los efectos genéticos de las enfermedades epidémicas fueron realmente significativos, y el acervo genético amerindio se vio esculpido por el azote de las enfermedades, de la espada y de los trabajos físicos inhumanos.

Bibliografía citada

M.J. Allison, M. Daniel y P. Aljendro, «A radiographic approach to childhood illnes in pre-Columbian inhabitants of southern Peru», *American Journal of Physical Anthropology*, 40, 1974, pp. 409-416.

M.J. Allison, F. Guillermo y C. Santoro, «The pre-Columbian dog from Arica, Chile», *American Journal of Physical Anthropology*, 59, 1982, pp. 299-304.

M.J. Allison, A. Pezzia, I. Hasegawa y E. Gerszten, «A case of hookworm infestation in a precolumbian American», *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 1974, pp. 103-106.

M.J. Allison, A. Pezzia y E. Gerszten, «Infectious diseases in pre-Columbian inhabitants of Peru», *Amer. J. Phys. Anthrop.*, 41, 1974, p. 468.

M.J. Allison, A. Pezzia, E. Gerszten y D. Mendoza, «A case of Carrion's disease associated with human sacrifice from the Huari culture of Southern Peru», *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 1974, pp. 295-300.

A.J.G. Araujo, L.F. Ferreira, U.E.C. Confalonieri y M. Chame, «Hookworms and the peopling of America», *Cad. S. Publ.*, Río de Janeiro, 40, 1988, pp. 226-233.

F.M. Ashburn, «The Ranks of Death. A Medical History of the Conquest of America», Coward-McCann, Toronto, 1974.

G. Bogdan y D.S. Weaver, «Possible treponematosis in human skeletons from a pre-Columbian ossuary of Coastal North Carolina», *Poster presented at the American Association of Physical Meetings*, Kansas City, 1988.

W. Borah, «Population decline and the social and institutional changes of New Spain in the middle decades of the sixteenth century», Akten des 34, *Internationalen Amerikanisten-kongresses*, 1962, pp. 172-178.

W. Borah y S.F. Cook, «The Aboriginal Population of Central Mexico on the Eve of the Spanish Conquest», *Ibero-Americana*, Berkeley, 1963.

S.F. Borhegi y H.S. Scrimshaw, «Evidence for pre-Columbian goiter in Guatemala», *American Antiquity*, 23, 1957, pp. 144-156.

A.K. Bullen, «Paleoepidemiology and distribution of prehistoric treponemiasis (syphilis) in Florida», *Florida Anthropologist*, 25, 1972, pp. 133-174.

P.J. Byard, «Population History, Demography and Genetics of the St. Lawrence Island Eskimos», *tesis doctoral no publicada*, University of Kansas, Lawrence, 1981.

P.J. Byard, M.S. Schanfield y M.H. Crawford, «Admixture and heterozygosity in West Alaskan populations», *Journal of Biosocial Science*, 15, 1984, pp. 207-216.

D.J. Carpentero y E.J. Viana, «Hipótesis sobre el desarrollo de trypansomiasis americana», *Carlos Chagas (1897-1934) y la Trypanosomiasis American*, Casa de la Cultura Ecuatoriana, Quito, 1980, pp. 73-92.

W.R. Centerwall, «A recent experience with measles in a virgin-soil population», *Biomedical Challenges Presented by the American Indian, 165*, 1968, Pan American Health Organization, pp. 77-81.

T.A. Cockburn, «The origin of treponematoses», *Bulletin of the World Health Organization*, 24, 1961, p. 221-228.

T.A. Cockburn, «Infectious diseases in ancient populations», *Current Anthropology*, 12, 1971, pp. 45-62.

T.A. Cockburn, «The Evolution and Eradication of Infectious Disease», *Johns Hopkins Press*, Baltimore, 1963.

T.A. Cockburn, «Paleoepidemiology», *Infectious Diseases: Their Evolution and Eradication* (ed. T.A. Cockburn), Charles C. Thomas, 1967, pp. 50-65.

U.E.C. Confalonieri, L.F. Ferreira y A.J.G. Araujo, «Intestinal helminths in lowland South American Indians: Some evolutionary interpretations», *Human Biology*, 63, 1991, pp. 863-874.

S.F. Cook, «The significance of disease in the extinction of New England Indians», *Human Biology*, 45, 1973, pp. 485-508.

S.F. Cook y W. Borah, «Essays in Population History: Mexico and the Caribbean», University of California Press, Berkeley, 1971.

M.H. Crawford, J.H. Mielke, E.J. Devor, D.D. Dykes y H.F. Poleski, «Population structure of Alaskan and Siberian indigenous communities», *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 1981, pp. 167-186.

A.W. Crosby, «The Columbian Exchange. Biological and Cultural Consequences of 1492», *Greenwood Press*, Westport, 1974.

J.S. Cybulski, «Brachydactyly, a possible inherited anomaly at prehistoric Prince Rupert Harbour», *American Journal of Physical Anthropology*, 76, 1988, pp. 363-375.

H.F. Dobyns, «Estimating aboriginal American populations: An appraisal of techniques with a new hemispheric estimate», *Current Anthropology*, 7, 1966, pp. 395-416.

H.F. Dobyns, *The Numbers Become Thinned*, University of Tennessee Press, Knoxville, 1983.

H.E. Driver, «On the population nadir of Indians in the United States», *Current Anthropology*, 9, 1968, pp. 30.

R. Dubos, *Man Adapting*, Yale University Press, New Haven, 1965.

D.E. Dumond, «An outline of the demographic history of Tlaxcala», *The Tlaxcaltecans. Prehistory, Demography, Morphology and Genetics*, University of Kansas Publications in Anthropology, Lawrence, 1976, pp. 13-23.

J.J. Elting y W.A. Starna, «A possible case of pre-Columbian treponematosis from New York state», *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 1984, pp. 267-273.

M.Y. El-Najjar, «Human treponematosis and tuberculosis: Evidence from the New World», *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 1979, pp. 599-618.

L.F. Ferreira, A.J.G. Araujo y U.E.C. Confalonieri, «The finding of eggs and larvae of parasitic helminths in archaelogical material from Unai, Minas Gerais, Brazil», *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 74, 1980, pp. 798-800.

L.F. Ferreira, A.J.G. Araujo y U.E.C. Confalonieri, «The finding of helminth eggs in a Brazilian mummy», *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 77, 1983, pp. 65-67.

O. Fonseca, «Parasitismo e migracoes humanas pre-historicas», *Estudos de Prehistoria Geral e Brasileira*, 1969, Sao Paulo, pp. 1-346.

G.F. Fry y J.G. Moore, «Enterobius vermicularis: 10,000 years of human infection», *Science*, 166, 1969, pp. 1620.

N.L. González, «Garifuna (Black Carib) social organization», *Current Developments in Anthropological Genetics. Black Caribs*, vol. 3. *A Case Study in Biocultural Adaptation*, Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 51-66.

C.J.M.R. Gullick, «Ethnic interaction and Carib language», *Journal of Belizean Affairs*, 9, 1979, pp. 3-20.

C.J.M.R. Gullick, «The changing Vincentian Carib population», *Current Developments in Anthropological Genetics. Black Caribs. A Case Study in Biocultural Adaptation*, 3, 1984, Nueva York, pp. 37-50.

R.A. Halberstein, H.G. Nutini y M.H. Crawford, «Historical-demographic analysis of Indian populations in Tlaxcala, Mexico», *Social Biology*, 20, 1973, pp. 40-50.

E.H. Hudson, «Treponematosis and man's social evolution», *American Anthropologist*, 67, 1965, pp. 886-901.

F. Koeberle, «Chagas' disease and Chagas' syndromes. The patology of American trypanosomiases», *Advances in Parasitology*, 6, 1968, pp. 63-116.

A.L. Kroeber, «Cultural and natural areas of native North America», *University of California Publications in American Archeology and Ethnology*, 38, 1939, Berkeley.

R. Macneish, «The origins of New World civilization», *Scientific American*, 211, 1964, pp. 29-37.

P.A. Means, «Ancient Civilizations of the Andes», *Charles Scribner's Sons*, Nueva York, 1973.

L.C. Milan, «Ethnohistory of disease and medical care among the Aleut», *Anthropological Papers of the University of Alaska*, 16, 1973, pp. 15-40.

J. Mooney, «Population: Handbook of American Indians North of Mexico», *Bureau of American Ethnology*, Washington D.C., 1930.

J. Mooney, «The aboriginal population of America north of Mexico», *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 80, 1928, pp. 1-40.

J.G. Moore, A.W. Grundmann, H.J. Hall y G.F. Fry, «Human fluke infection in Glen Canyon at AD 1250», *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 1974, pp. 115-118.

J.V. Neel, W.R. Centerwall, N.A. Chagnon y H.L. Casey, «Notes on the effects of measles and measles vaccine in a virgin-soil populatiorn of South American Indians», *American Journal of Epidemiology*, 91, 1970, pp. 418-429.

M.T. Newman, «Aboriginal New World epidemiology and medical care, and the impact of Old World disease imports», *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 1976, pp. 667-672.

D.J. Ortner, «Ecological factors in disease among North American archeological skeletal samples», *American Journal of Physical Anthropology*, 37, 1972, pp. 447.

D.J. Ortner y C.J. Utermohle, «Polyarticular inflammatory arthritis in a pre-Columbian skeleton from Kodiak Island, Alaska, USA», *American Journal of Physical Anthropology*, 56, 1981, pp. 23-32.

D.W. Owsley y W.M. Bass, «A demographic analysis of skeletons from the Larson site (39ww2) Walworth County, South Dakota: Vital statistics», *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 1979, pp. 145-154.

M.L. Powell, «Late prehistoric community health in the central deep south: Biological and social dimensions of the Mississippian chiefdom at Moundville, Alabama», *Skeletal Analysis in Southeastern Archeology*, 24 North Carolina Council Publication, 1986.

K.J. Reichs, «Treponematosis: A possible case from the Late Prehistoric of North Carolina», *American Journal of Physical Anthropology*, 79, 1989, pp. 289-304.

K.J. Reinhard, «Cultural ecology of prehistoric parasitism on the Colorado Plateau as evidenced by coprology», *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 1988, pp. 355-366.

P. Rivet, «Langues americaines», *Les Langues du Monde, Collection Linguistique*, París, 1924, pp. 597-712.

A. Rosenblat, «La Población Indígena de América desde 1492 hasta la Actualidad», Buenos Aires, 1945.

F. Rothhammer, M.J. Allison, L. Núñez, V. Standen y B. Arriaza, «Chagas's dsiease in pre-Columbian South America», *American Journal of Physical Anthropology*, 68, 1985, pp. 495-498.

I. Rouse, «The Caribs», *Handbook of South American Indians*, 4, Smithsonian Institution, Washington D.C., 1949, pp. 547-565.

R.L. Roy, *The Book of Chilam Balam of Chumaye*, Carnegie Institute, Washington D.C., 1933, traducido y editado.

C.B. Ruff, «Reassessment of demographic estimates for Pecos Pueblo», *American Journal of Physical Anthropology*, 54, 1981, pp. 147-151.

K. Sapper, «Die Zahl und die Volksdichte der Indianischen Bevolkerung der Gegebwart», *Actas del 21.º Congreso Internacional de Americanistas*, E.J. Brill, Leiden, 1924.

M.S. Schanfield, R. Brown y M.H. Crawford, «Immunoglobulin allotypes in the Black Caribs and Creoles of Belize and St. Vincent», *Current Devlopments in Anthropological Genetics. Black Caribs. A Case Study in Biocultural Adaptation* 3, Nueva York, 1984, pp. 345-363.

C.E. Snow, «Indian Knoll Skeletons of Site Oh 2. Ohio County, Kentucky», *University of Kentucky Reports in Anthropology* 4, n.º 3, Lexington, 1948.

H.J. Spinden, «The population of ancient America», *Geographic Review*, 18, 1928, pp. 641-660.

L.E. ST. Hoyme, «On the origins of New World paleopathology», *American Journal of Physical Anthropology*, 31, 1969, pp. 295-302.

J.H. Steward y L.C. Faron, *Native Peoples of South America*, McGraw-Hill, Nueva York.

T.D. Stewart, «A physical anthropologist's view of the peopling of the New World», *Southwest Journal of Anthropology*, 16, 1960, pp. 259-273.

R. Thornton y J. Marsh-Thornton, «Estimating prehistoric American Indian population size for United States area: Implications of the nineteenth century population decline and nadir», *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 1981, pp. 47-53.

K.R. Turner, «Computer simulation of transplanted Tlaxcaltecan populations», *The Tlaxcaltecans. Prehistory, Demography, Morphology and Genetics*, 7, 1976, *University of Kansas Publications in Anthropology*, pp. 48-60.

D.H. Ubelaker, «The sources and methodology for Mooney's estimates of North American Indian populations», *The Native Population of the Americas in 1492*, Madison, 1976, pp. 243-288.

D.H. Ubelaker, «Prehistoric New World population size: Historical review and current appraisal of North American estimates», *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 1976, pp. 661-666.

D.H. Ubelaker, «North American Indian population size, A.D. 1500 to 1985», *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 1988, pp. 289-294.

J.W. Van Stone, «Commercial whaling in the Artic Ocean», *Pacific Northwest Quarterly*, 49, 1958, pp. 1-10.

D.W. Von Endt y D.J. Ortner, «Amino acid analysis of bone from a possible case of prehistoric iron deficiency anemia from the American Southwest», *American Journal of Physical Anthropology*, 59, 1982, pp. 377-385.

Capítulo III

DEMOGRAFÍA DE LAS POBLACIONES AMERINDIAS

Introducción

El estudio demográfico de las poblaciones consiste en un proceso de caracterización cuantitativa de la estructura por edad y por sexo, del número de habitantes, de la fertilidad, de la mortalidad y de los patrones de migración. Las interrelaciones entre fertilidad, mortalidad y los patrones de inmigración y emigración permiten predecir los cambios numéricos que una población puede sufrir en un determinado período de tiempo. Por ejemplo, en las poblaciones reproductivamente cerradas, como las especies, las magnitudes relativas de la fertilidad en relación a la mortalidad son suficientes para determinar el tamaño de la población. Sin embargo, en la mayoría de las poblaciones humanas, el factor que determina las tendencias numéricas de la población es la interacción entre la fertilidad e inmigración con la mortalidad y emigración. En este capítulo se considera la estructura demográfica de las poblaciones amerindias antes de la llegada europea y en las poblaciones contemporáneas. Dado el extenso carácter de este volumen, en el que se abarca todos los pueblos indígenas de América y una mezcla heterogénea de poblaciones de diferentes tamaños y patrones de subsistencia, no es posible reconstruir las características demográficas, población por población. En su lugar, intentaré, por todos los medios, distinguir algunos de los denominadores comunes compartidos por las poblaciones amerindias. Así mismo, intentaré dar algunos ejemplos que permiten obtener datos significativos sobre los procesos que afectan a la estructura de estas poblaciones.

Demografía de los amerindios precolombinos

Las características demográficas de las poblaciones americanas con anterioridad a la llegada de los europeos se suelen estimar en base a pocos datos. No existen censos o registros civiles, los cuales han sido la fuente tradicional de datos empleada por los demógrafos. En su lugar, los arqueólogos y los antropólogos biológicos reconstruyen la dinámica de las poblaciones prehistóricas, gracias a los utensilios de cada cultura, los restos fósiles y la extrapolación a partir de los modelos tomados de las poblaciones contemporáneas. Los datos demográficos procedentes de los yacimientos arqueológicos presentan con frecuencia problemas asociados con el muestreo, como pueden ser el número insuficiente de muestras, sesgos derivados de las prácticas de enterramiento y los errores técnicos en la determinación de la edad y el sexo de los restos óseos. A menudo, los datos se basan en agrupaciones mixtas que representan marcos de tiempo distintos y regiones geográficas diversas. Pueden existir restricciones culturales como la determinación de quién se halla enterrado en un determinado cementerio. Toda esta serie de problemas ha provocado que demógrafos expresen sus dudas acerca de la validez de las técnicas de estimación utilizadas comúnmente para estudiar a las poblaciones prehistóricas (Petersen, 1975). Igualmente relacionado con los problemas de la reconstrucción prehistórica, se encuentra el empleo de estadísticas demográficas de pequeño tamaño que pueden contener fluctuaciones estocásticas y que están sujetas a la ocurrencia de episodios históricos específicos. Sin embargo, a medida que las evidencias prehistóricas se hacen más numerosas, las técnicas para la estimación de la edad y del sexo se hacen más refinadas, las distribuciones de las estadísticas demográficas en pequeñas poblaciones son mejor comprendidas y la precisión de las estimaciones paleodemográficas mejoran con rapidez.

Estructura por sexo y por edad

La determinación de la edad y del sexo de las colecciones fósiles se basan en las características morfológicas de las estructuras óseas disponibles. El sexo de un esqueleto se determina normalmente en base a la forma de la pelvis, especialmente por la anchura del ángulo sub-

pubiano, la morfología de la sínfisis pubiana, la relación entre el diámetro del acetábulo y el tamaño del innominado y la marca lateral del isquion. La morfología craneal proporciona también algunos indicios acerca del sexo, en relación a ciertas características tales como la robustez de las estrías frontales, la protuberancia frontal y parietal, el desarrollo de procesos mastoides y la robustez del proceso nucal.

De acuerdo con Jane Buikstra (1976), la precisión a la hora de evaluar la edad varía de modo inverso a la madurez del esqueleto. Los patrones de erupción dental proporciona una valoración precisa de la edad hasta aproximadamente los 12 años. Las suturas epifíticas y basicraneales permiten estimar la edad de los adolescentes y de los adultos jóvenes. De igual modo, el desarrollo del tercer molar y las modificaciones de las sínfisis pubiana sirven como indicador para adultos jóvenes. El desgaste dental corriente y el grado de cierre de la sutura endocraneal proporciona la estimación de la edad para los adultos más maduros. Los cambios relacionados con la edad en la remodelación y mineralización de las estructuras óseas pueden estimarse mediante técnicas como el análisis «photon-osteon» de la zona cortical del hueso (Laughlin *et al.*, 1979). Debido a la ausencia de huesos claves en algunos de los yacimientos excavados, el diferente entrenamiento en el arte de la estimación del sexo y la edad, y la diferente especialización entre los arqueólogos y los antropólogos biológicos es común que se deslice algún error en la paleodemografía.

La bibliografía paleodemográfica se encuentra repleta de referencias a colecciones de esqueletos con unas distribuciones de sexo y edad únicas. Por ejemplo, en la descripción original de una muestra de esqueletos de 674 individuos de Pecos Pueblo, en Nuevo México, los análisis efectuados por Hooton (1930) atribuyeron inicialmente una tasa de sexo de 150 para los restos de aquel yacimiento. En su análisis había utilizado un método de inspección visual para determinar el sexo de esta serie. No obstante, Ruff (1981), empleando medidas métricas volvió a efectuar una valoración de la muestra, concluyendo que la tasa de sexos era ostensiblemente de 100. Hooton se había equivocado, de hecho, en un 25 por ciento del total de la muestra ósea. Por otro lado, en el poblado arikara con su amplio cementerio (hacia 1750-1785) de las praderas del norte, llamado yacimiento Larson, se obtuvo una muestra de 621 individuos. La tasa sexual de adultos enterrados no se encuentra muy alejada de 100 (Owsley y Bass, 1979). Las mismas tasas

sexuales fueron observadas para los subadultos, lo que sugiere unas tasas de mortalidad por sexos similares en la infancia. La siguiente tabla resume la edad y la distribución sexual de los esqueletos hallados en el yacimiento de Larson:

Tabla 5. Edad y distribución sexual de los restos de esqueletos procedentes del yacimiento de Larson (Owsley y Bass, 1979)

Intervalo de edades	Varones	Hembras	Total
0 - 1	—	—	254
1 - 4	—	—	94
5 - 9	6	9	48
10 - 14	4	6	14
15 - 19	10	21	31
20 - 24	10	15	25
25 - 29	12	10	22
30 - 34	25	10	35
35 - 39	21	18	39
40 - 49	20	14	34
50 - 59	10	15	25
Total de la muestra	118	118	621

La distribución de edades y de sexos observada en los restos óseos de los arikaras del yacimiento de Larson, sugieren un tipo de población con una alta mortalidad neonatal e infantil, así como una preponderancia de muerte de las hembras frente a los varones en el intervalo de 15 a 25 años de edad. En conjunto, las distribuciones son consistentes con los patrones indicados para las poblaciones amerindias pequeñas.

De acuerdo con los informes etnográficos, las tasas sexuales de los esquimales deberían de presentar una preponderancia de varones en las diferentes categorías por edades. Esta pecualiar tasa sexual era un reflejo de la práctica sistemática de infanticidio en la población femenina, practicada en el Ártico hasta tiempos recientes. Los esquimales preferían a los niños varones antes que a las hembras presumiblemente porque eran capaces de ir en busca de alimentos, mientras que las mujeres constituían una carga económica. Informes etnográficos antiguos sobre los esquimales netsilik de la zona ártica de Canadá sugieren que la práctica de infanticidios sobre la población infantil femenina alcanzaba unas cifras elevadas, de hasta el 66

por ciento (Rasmussen, 1931). Sin embargo, existen investigadores que no están de acuerdo con la existencia de esas altas tasas, manteniendo que las poblaciones esquimales se habrían extinguido si unas tasas tan altas hubiesen persistido a lo largo de un cierto período de tiempo. Schrire y Steiger (1974) efectuaron una simulación por ordenador del crecimiento de una población esquimal hipotética utilizando datos de fecundidad y mortalidad a partir de datos obtenidos por los estudios de campo. Así, llegaron a la conclusión de que incluso con unas tasas de infanticidio sobre la población femenina tan bajas como el 8 por ciento, la población tendía a la extinción en unos cientos de años. Chapman (1980) criticó el modelo de crecimiento poblacional para los esquimales empleado por Schrire y Steiger, por ignorar un efecto importante producido por el infanticidio. Ellos habían asumido en su simulación que todas las mujeres esquimales posesían las mismas tasas de fecundidad, sin tener en cuenta la propia ocurrencia del infanticidio. Sin embargo, el cese del período de lactancia después del infanticidio debería disminuir el intervalo de espera antes de un nuevo embarazo. De este modo, las mujeres que habían dado a luz una niña, víctima ésta del infanticidio, debería ser más fecunda que las mujeres cuyos niños habían sobrevivido. Al añadir este factor en la simulación de Chapman, se podía observar que una población esquimal podía sobrevivir a una tasa de infanticidio, sobre la población femenina del 30 por ciento. Por lo tanto, algunos esquimales practicaban el infanticidio y pueden haber presentado una preponderancia de varones en la población. Tales tasas de infanticidio femenino en las poblaciones esquimales mantendrían a los correspondientes grupos en equilibrio numérico, al tiempo que preservaría una proporción favorable de proveedores de alimentos para la comunidad.

Buikstra (1976) intentó calcular la densidad de población de una región, a partir del número de apilamientos por unidad de área y del promedio de tumbas en los apilamientos de Hopwell. Para ello, condensó los datos de los informes pertenecientes a la región, encontrando un promedio de 12 apilamientos por milla de promontorios. Con 140 millas de línea de promontorios, calculó un número total de 840 apilamientos de Middle Woodlan y, estimando, un total de 30 individuos enterrados en cada uno de ellos, con un promedio de 28 años, durante un período de 550 años y en una región de 2.800 millas cua-

dradas, Buikstra computó una densidad de población de 0.46 individuos por milla cuadrada, basándose en la siguiente fórmula:

$$P = \frac{(S)\ (N)\ (A)}{(m^2)\ (T)} \qquad (1)$$

donde la densidad de población (P) se encuentra en función del producto de S (número mínimo de esqueletos por unidad mortuoria excavada total), N (número estimado de apilamientos en la región) y A (edad media de muerte), todo ello dividido por el producto de m^2 (número de millas cuadradas en el espacio total que se está investigando) y T (tiempo). Este tipo de estimaciones son, con toda probabilidad, bastante inexactas, pero son las mejores fuentes de información existentes sobre las densidades de las poblaciones amerindias precolombinas.

Mortalidad

Se puede observar una variación considerable en los patrones de mortalidad de las poblaciones precolombinas amerindias resconstruidas en relación a los esqueletos y a las evidencias de tipo arqueológico. Esta variación no debería constituir una sorpresa dada la tremenda diversidad de patrones de subsistencia y modos de vida de los grupos del Nuevo Mundo. Sin embargo, una parte de la diversidad en la mortalidad puede que se deba a las aplicaciones arbitrarias y poco rigurosas de los métodos demográficos para pequeñas poblaciones.

Por ejemplo, Nancy Howell (1976), hizo una crítica de las conclusiones efectuadas por W.S. Laughlin (1975) respecto a las tasas de mortalidad, aparentemente más bajas, de los aleutianos en comparación con los esquimales, como indicación de una adaptación ecológica. Howell criticó a Laughlin y sus colegas por no haber proporcionado información acerca del tamaño de la población de donde se sacaron los datos de estas muertes, al tiempo que reprobraba, correctamente, estas investigaciones, por ignorar la probable representación escasa de la muerte infantil y por no proporcionar información sobre la estimación de la edad de los restos óseos. Por su parte, Laughlin *et al.* (1979) reconocían, en una publicación posterior, la gran subestimación de la mortalidad de la población infantil, utilizando esta vez

una edad de 10 años como la base más temprana para llevar a cabo sus comparaciones de mortalidad. Así y todo, continuaban apoyando una más elevada esperanza de vida de los aleutianos sobre los esquimales (según sus cálculos, un aleutiano de 15 años de edad sobreviviría a un esquimal de la misma edad en 11 ó 12 años), explicando esta diferencia en términos de la accesibilidad a los escollos marinos por parte de los ancianos aleutianos, que pueden así conseguir alimentos para paliar sus propias necesidades nutricionales. En la comparación efectuada entre aleutianos y esquimales, Laughlin y sus colegas concluyeron que la esperanza de vida más alta se encontraba en los varones paleo-aleutianos, anteriores a la llegada europea, quienes podían esperar alcanzar los 35, 77 años si superaban los 10 primeros años de edad. En base a documentos históricos, se ha observado una disminución en la esperanza de vida en las poblaciones aleutianas más recientes.

En contraste con los patrones de mortalidad observados en los cazadores árticos y subárticos, Rebecca Storey (1986) efectuó la reconstrucción de las tablas de vida de un centro urbano precolombino, Teotihuacán. Esta ciudad preindustrial (hacia el 150 a. C., 750 d. C.) abarcaba un territorio de unos 20 kilómetros cuadrados y poseía una población de entre 125.000 y 200.000 habitantes (Millon, 1973). Storey analizó las tumbas de un complejo de apartamentos (llamado Tlajinga 33) situado en la zona sur de la ciudad y habitado, aparentemente, por gentes dedicadas por completo a la artesanía. De un total de 166 esqueletos desenterrados en Tlajinga 33, el 33,1 por ciento se trataba de niños que habían muerto al nacer y el 35,5 por ciento eran niños de menos de un año de edad (Storey, 1986). En palabras de Storey «el punto más peligroso de sus vidas, de acuerdo con las tablas demográficas, se encontraba inmediatamente después de nacer». Así mismo, encontró que los niños de Tlajinga presentaban una talla menor al nacer que los niños arikaras de la actualidad (de las praderas del norte de los Estados Unidos), interpretando este dato respecto a un significativo bajo peso de nacimiento debido a una escasez nutricional materna. El resultado de este aparente estrés nutricional es una población con elevada mortalidad, tanto al nacer como en las etapas infantil y juvenil, así como un período de vida corto. La población de Tlajinga 33 poseía al nacer una esperanza de vida de 17 años.

Owsley y Bass (1979) han resumido la esperanza de vida al nacer para una serie de esqueletos hallados pertenecientes a poblaciones americanas (véase tabla 6). Al comparar la población urbana de Tlajinga 33 con grupos rurales, se observa la esperanza de vida más baja en la población urbana. Este tipo de comparación interpoblacional, relativa a la esperanza de vida al nacer, indica que el yacimiento de Larson posee la más baja de todas, seguida por la población urbana de México central. Los habitantes de Larson eran indios arikaras, quienes dependían para su subsistencia de la caza y de la horticultura. Esta comunidad se vio sin duda expuesta, después de la llegada europea, a varias enfermedades infecciosas como la viruela, el sarampión, la varicela, la tos infecciosa y el cólera. De este modo, el yacimiento de Larson da una idea de las epidemias sufridas por la población, pero no es representativo de una comunidad amerindia precolombina debido a su esperanza de vida. La comunidad urbana de Tlajinga 33 se aproxima, problablemente, a la esperanza de vida más baja observada en el Nuevo Mundo, como consecuencia de unas condiciones de hacinamiento, escasez nutricional crónica e higiene pobre. Finalmente, los patrones de supervivencia de Tlajinga 33 son similares a los de las poblaciones urbanas preindustriales de Europa.

Tabla 6. Esperanza de vida al nacer en distintas colecciones de esqueletos de poblaciones amerindias (Modificado de Owsley y Bass, 1979)

Poblaciones	Fechas	Esperanza de vida (años)
Larson (Owsley y Bass, 1979)	1750-1785	13,2
Tlajinga 33 (Storey, 1986)	150 a. C.-750 d. C.	17,1
Indian Knoll (Ubelaker, 1974)	3000 a. C.	18,6
Ossuary I (Ubelaker, 1974)	1500-1600	20,9
Ossuary II (Ubelaker, 1974)	1500-1600	22,9
Hopewell (Buikstra, 1976)	50 a. C.-400 d. C.	29,5
Indios de Texas (Ubelaker, 1974)	850-1700	30,5
Pecos Pueblo (Hooton, 1930)	800-1700 d. C.	42,9*

* Ruff (1981) ha vuelto a calcular la esperanza de vida en los restos óseos de esta población. Después de corregir errores en la determinación de las edades, aparentemente la esperanza de vida es de 25 años.

No existe ninguna razón para sospechar que las poblaciones aborígenes de América fuesen demográficamente distintas de otros grupos

con niveles similares de desarrollo tecnológico en otras partes del Mundo (Howell, 1976). Las estimaciones de la esperanza de vida de las poblaciones amerindias precolombinas fueron comparadas por Wiess (1981) con las de los cazadores-recolectores del resto del mundo, encontrando que eran similares (véase tabla 7).

Tabla 7. Estimaciones de la esperanza de vida promedio de poblaciones de cazadores-recolectores junto con la de los nativos de América del Norte (de Weiss, 1981)

	Esperanza de vida		
	Nacimiento	15	50
Nativos norteamericanos	23	20	5
Promedio de cazadores-recolectores	22	22	13

Se han estimado varias cifras para las edades de muerte en diferentes esqueletos de poblaciones de América del Norte. Owsley y Bass (1979) efectuaron el cómputo de tasas brutas de muerte (m) para colecciones de esqueletos encontrando un rango de 44 a 76 individuos muertos por 1.000 y por año. Nuevamente, los yacimientos de Larson y de Leavenworth, en Dakota del Sur, presentaron las tasas brutas de mortalidad más elevadas, sugiriendo poblaciones que se encontraban en declive numérico. Buikstra (1976) calculó unas tasas de mortalidad, en base al porcentaje de muertes, de 2,5 y 5,0 por ciento en intervalos de 10 años, para las poblaciones de Hopewell, en Illinois.

Arriaza *et al.* (1988) examinaron la naturaleza y la frecuencia de los partos en relación a la mortalidad, en una muestra de momias hembras procedentes de una población precolombina de Arica, en Chile, encontrando que el 14 por ciento del total de las momias con edades comprendidas entre los 12 y los 45 años (18/128) habían muerto de complicaciones del parto. A pesar de que la muestra de momias es bastante numerosa, abarca un período de tiempo de 2.700 años, por lo que no pueden llevarse a cabo generalizaciones respecto a los porcentajes exactos y a las causas de estas complicaciones. No obstante, únicamente tres madres murieron al efectuar un parto completo. Arriaza y sus colegas sugieren, en base a esto último, que las condiciones higiénicas, las enfermedades agudas como la neumonía, las circunstan-

cias y los métodos de parto constituyeron probablemente las causas de muerte de estas madres precolombinas.

Patrones de migración

Lane y Sublett (1972) han propuesto que los patrones humanos de residencia existentes en el pasado pueden ser inferidos de los análisis de la variabilidad morfológica en varones y hembras. Para ello, sugieren que debería esperarse una disminución de la variación intergrupal y un incremento de la variación intragrupal para uno de los sexos, si este último tuviera una tasa más alta de apareamiento y de migración tal como se observa en sistemas matrilocales o patrilocales. El incremento de la variación intragrupal puede valorarse calculando las medidas de distancias entre grupos diferentes (Lane y Sublett, 1972). Konigsberg (1988) ha extendido este modelo teórico sobre otro modelo, basado en las islas de Wrigth y utilizado una matriz de migración. Demuestra que las medidas que se toman comúnmente de las varianzas genéticas normalizadas pueden descomponerse en las componentes hembra, macho y macho/hembra, las cuales pueden ser a su vez empleadas para evaluar los efectos de la vida en diferentes lugares sobre la estructura genética de la población de los dos sexos. Konigsber ha aplicado alguna de estas técnicas al análisis de características craneales cualitativas de varios yacimientos precolombinos de Illinois, encontrando que las hembras presentaban una variabilidad morfológica más elevada que los varones, en la mayoría de estos yacimientos, sugiriendo, por tanto, un patrón de residencia patrilocal. Estos resultados están en consonancia con los de O'Rourke y Crawford, 1976, quienes hallaron que la variación odontométrica en una población contemporánea de indios tlaxcaltecas de México central, era siempre más elevada en las hembras que en los varones, explicando este fenómeno en base a una patrilocalidad y al reclutamiento y traslado de las mujeres a los pueblos en donde residen sus maridos.

Demografía de las poblaciones actuales

Después del contacto inicial con los europeos y africanos, las poblaciones amerindias sufrieron una reducción catastrófica en el número

de habitantes. Esta reducción prosiguió en los Estados Unidos hasta principios de este siglo, aproximadamente, cuando la población india alcanzó su nadir de 237.196 individuos, de acuerdo con el censo. Desde 1900 hasta hoy, la población amerindia de los Estados Unidos se ha recobrado hasta sobrepasar en buena medida el millón de habitantes (IHS, 1989).

El Servicio de Salud Indio (IHS) ha dado a conocer una cifra de 1.105.000 nativos para el año fiscal de 1990. Este valor se encuentra por debajo del valor real, ya que no se tiene en cuenta a aquellos amerindios que ya no habitan en las reservas. Partiendo de las estimaciones del IHS, parece que la población actual aumenta en un 2,7 por ciento anual siendo el 32 por ciento de la población menores de 15 años. Con estos valores, el IHS prevee, en base a las tasas de fecundidad y mortalidad, una población de 1.450.000 habitantes para el año 2000 y casi 2.000.000 para el año 2010. La tasa de natalidad de los indios americanos y de los nativos de Alaska era de 28,0 por mil, lo que significaba un 79 por ciento superior a la tasa de natalidad global de los Estados Unidos en 1985. La mortalidad materna ha bajado de un 82,6 cada cien mil nacidos vivos en el período 1957-1959 a un 8,2 en 1984-86 (una disminución del 90 por ciento), lo cual ha contribuido al incremento de la población amerindia. Por lo tanto, la población nativa de los Estados Unidos puede caracterizarse como un grupo joven que se encuentra en un proceso de crecimiento rápido (IHS, 1989). Por ejemplo, en la región Norton Sound, en Alaska, la población esquimal ha crecido con mucha rapidez (Norton Sound Health Corporation, 1978). Entre 1950 y 1970 la población nativa en conjunto creció un 44,5 por ciento debido a la combinación de varios factores. En efecto, una elevada tasa de natalidad (debida a la alta tasa de fertilidad, de 126 nacimientos por mil mujeres con edades comprendidas entre los 15 y los 44 años) acompañado de una disminución de la tasa de mortalidad, ha resultado en un rápido y continuo aumento natural de la población en Norton Sound. La tasa de natalidad era, en 1970, de 23,3 por mil habitantes, en contraste con la de Alaska en conjunto, que era de 24,9 y de 18,0 para los Estados Unidos. En 1950, la tasa de mortalidad infantil para los nativos de Alaska era de un 4 por ciento aproximadamente (Oficina de Estadísticas Demográficas de Alaska). La composición por edades de Norton Sound muestra una población joven, con el 48 por ciento menor de 18 años y el 52 por ciento por encima de los 20 años de edad.

Price (1988) ha compilado los tamaños poblacionales de los indios canadienses, así como las proporciones entre los que habitan dentro y fuera de las reservas. Basándose en estimaciones de 1976, residen en Canadá un total de 288,938 indios, encontrándose distribuidos en 2.301 reservas y 66 asentamientos, un total de 570 bandas, donde «banda» se refiere a un grupo de indios definido en términos administrativos que poseen derecho sobre determinadas tierras (Price, 1988). En promedio, el 28 por ciento de los indios canadienses residen fuera de las reservas. Cuando se incluye a los indios no reconocidos como tales, existen aproximadamente 600.000 individuos que poseen herencia nativa en Canadá (Price, 1988). Así, de un total de 600.000 ciudadanos con origen nativo, unos 20.000 son inuit (esquimales) que habitan las regiones árticas o subárticas. Al igual que los amerindios de los Estados Unidos, los nativos de Canadá constituyen la minoría étnica con el crecimiento más rápido del país.

Salzano (1968) intentó contabilizar el número de las poblaciones que no se hallaban incluidas dentro de las principales culturas indias de América Central y Sudamérica. Así, estimó la población india total de América Central en unos ocho millones, de los cuales, menos de un millón eran grupos apartados, aislados culturalmente. Precisamente, esta última cifra de un millón de indios sin clasificar encontrados principalmente en Guatemala y México era, probablemente, una sobreestimación bastante grosera, por lo que fue puesta en duda por el moderador de la conferencia de la Organización Panamericana de la Salud, ocasión en la que Salzano dio a conocer las cifras. Para Sudamérica, Salzano estimó 10 millones de amerindios de los que 980.000 serían tribus aisladas culturalmente. Debe recordarse que estos cálculos se han basado en datos recogidos hace entre 22 y 25 años, y que han sucedido un buen número de eventos a las llamadas poblaciones aisladas en el Amazonas o en Yucatán. Personalmente sospecho que, hoy en día, quedan muy pocos grupos amerindios que hayan permanecido aislados por la expansión de los mestizos y los europeos en la selva tropical.

Efectuando una estimación aproximada, puede decirse que existen en la actualidad 20 millones de nativos en el continente americano, de los cuales unos 1,6 millones residen en los Estados Unidos y Canadá. La mayoría de éstos viven en reservas, que suponen un fuerte factor de estructuración poblacional. En efecto, las reservas hacen que las unidades tribales existentes se junten, dando como resultando, en térmi-

nos evolutivos, la eliminación de una cierta parte de la heterogeneidad genética. Algunas reservas son consideradas multitribales, como Warm Spring Reservation, en Oregon, que contiene a los indios paiute, tenino y wasco, o la Umatilla Reservation, que incluye a los umatilla, walla walla, cayuse y paiute.

F.S. Hulse (1960) ha estudiado los rasgos genéticos en la población de la reserva Hupa, en la región noroeste de California. La guía y mapa de la BIA enumera un total de 952 hupa viviendo en un área de 200 millas cuadradas y 365 yurok viviendo en 7.000 acres de la misma reserva. Hulse recogió muestras de sangre de 282 hupa, 27 yurok, 19 karok y 28 indios pertenecientes a otras tribus, como los siux, choctaw, wintun, shoshone, cherokee, chippewa y oklahoma. Esta muestra reveló la naturaleza heterogénea de la reserva, creada con una mezcla de varias tribus. De todo el grupo estudiado, solo 31 individuos no poseían rastros de mezcla con sangre europea. Muchos de los indios más jóvenes de ambos sexos han dejado con frecuencia la reserva y retornado habiéndose casado y habiendo tenido hijos, sin existir una estimación cierta de estos porcentajes. Estas oleadas de genes procedentes de fuera han creado las «marcas onduladas sobre el acervo genético», a que se refería Hulse en el título de su artículo.

Contrastando con el considerable flujo genético que se experimenta en algunas reservas, existen otras que son más endógamas. Por ejemplo, en Acoma, cerca de la frontera entre Arizona y Nuevo México, no se ha permitido a los europeos pasar la noche en la colina en que se sitúa el poblado. Hasta la construcción de carreteras en la reserva papago, el 99,5 por ciento de la población infantil nacidos antes de 1900 eran de pura sangre (Smith, 1980). Por tanto, algunas de las reservas se encuentran aisladas reproductivamente y fueron construidas a partir de una única tribu o nación, mientras que otras englobaron a una serie de tribus que no compartían raíces históricas recientes.

Marvin Harris (1964) dividió Latinoamérica en tres subdivisiones:

1) Tierras altas, que se extienden desde el sur de México hacia América Central a lo largo de la cordillera de Los Andes hasta el norte de Chile. Las poblaciones que habitan estas regiones están compuestas de indios, europeos y mestizos.

2) Tierras bajas costeras tropicales y semi-tropicales, incluyendo a las islas del Caribe. La constitución étnica de estas poblaciones incluye a africanos, europeos y grupos criollos híbridos.

3) Área templada del Sur. Esta región se encuentra habitada principalmente por europeos. La mayoría de las poblaciones indígenas desaparecieron hace unos siglos.

Durante la década de los sesenta, en las tierras altas de Latinoamérica, había tres países que permanecían con una población india predominante. Estos países eran Guatemala, Bolivia y Perú. Otros cuatro cuatro países, México, Ecuador, Paraguay y Chile eran esencialmente mestizos, pero con una población india de tamaño medio (10-28 por ciento). Por su parte, Honduras, Costa Rica, Nicaragua, Panamá, Colombia y Venezuela se hallaban aún más asimiladas, si bien podían encontrarse enclaves amerindios.

Durante la década de los ochenta, el mestizaje ha reemplazado a las comunidades indias de Latinoamérica.

Fertilidad

Las tasas de fertilidad poblacional son de gran importancia evolutiva, ya que la interacción entre la fertilidad y la mortalidad determina el tamaño y la composición genética de las generaciones siguientes. La reproducción lograda o fertilidad es un resultado de factores biológicos y culturales que actúan sobre las sociedades para producir la siguiente generación. Entre los factores biológicos que afectan a la fertilidad de un modo más significativo se encuentran: las enfermedades, el número de nacimientos múltiples, la esterilidad, la edad de aparición de la menarquía y menopausia (lo cual define el intervalo de la capacidad reproductiva de una mujer), el deseo sexual (líbido) y la alimentación con leche materna debido al efecto que produce sobre la ovulación. Algunos de estos factores aparentemente biológicos pueden verse influidos por variables culturales o ambientales, tales como la nutrición, que puede afectar la edad de la menarquía y la propensión a sufrir ciertas enfermedades, o la duración del período de alimentación con leche materna. Las influencias culturales o determinantes de la fertilidad incluyen factores tales como la definición legal o culturalmente aceptada para contraer matrimonio, las tasas de coito, el uso de anticonceptivos, los tabúes o prohibiciones respecto a las relaciones sexuales, la educación e incluso la ocupación laboral. Todos estos factores han sido asociados con la fertilidad dentro de alguna cultura humana

y, de algún modo u otro, han influido y continúan influyendo los patrones de fertilidad de las poblaciones amerindias.

Teniendo en cuenta la complejidad de las interacciones entre los factores biológicos y culturales, no es extraño observar la enorme variabilidad adquirida en los patrones de fertilidad de las poblaciones, desde la Tierra del Fuego hasta Barrow, en Alaska. Las fertilidades más elevadas en las poblaciones del Nuevo Mundo han sido encontradas por Ellen Brennan (1983), dentro de las generaciones más viejas de caribes negros de Sambo Creek, en Honduras. Así, encontró que el número medio de hijos nacidos vivos en las mujeres de 45 años de edad o mayores era de 10,9. Sin embargo, generaciones posteriores de mujeres caribes negras mostraban una considerable reducción en la fertilidad. Este número medio de niños nacidos vivos entre los caribes negros son los más altos dentro de todas las poblaciones humanas del planeta, sobrepasando las tasas de fertilidad encontradas para los hutteritas (Eaton y Mayer, 1953) y para los tinkers irlandeses (Crawford y Gmelch, 1975). Con unas tasas de fertilidad de tal magnitud, no es sorprendente que los caribes negros constituyan una de las poblaciones que han obtenido más éxito en términos de adaptación biocultural (Crawford, 1983). Otros investigadores no han confirmado tasas tan altas en esta población afro-india (Firschein, 1984; Custodio y Huntsman, 1984). Firschein da como número medio de niños nacidos vivos entre las madres caribes negras que ya han completado su período reproductivo (mayores de 44 años), un valor de 5,4 niños. En sus investigaciones, Firschein observó una significativa tendencia generacional en las mujeres mayores de 64 años, las cuales poseían un número medio de hijos de 6,04. Custodio y Huntsman confirmaron la misma tendencia para la población caribe negra de Honduras, observando en las mujeres mayores de 39 años con hemoglobinas normales, una media de 6,14 hijos. La discrepancia observada en cuanto a los valores de las tasas de fertilidad para las poblaciones caribes negras puede deberse al entorno más rural de Sambo Creek, estudiado por Custodio y Huntsman, frente a los pueblos de Stann Creek y de Punta Gorda, estudiados por Firschein.

Por su parte, McAlpine y Simpson (1976), observaron un promedio excepcionalmente elevado de tamaño familiar en las mujeres inuit que se hallaban en edades posreproductivas, en Igloolik y Hall Beach. El promedio de 11,1 ± 0,9, incluye a los nacidos con vida y a los na-

cidos muertos en esas poblaciones. Las tasas de natalidad en Igloolik era de 51,4 por mil, frente a un 36,3 por mil en Hall Beach. Dado el pequeño tamaño de estas poblaciones (564 en Igloolik y 248 en Hall Beach, con 89 y 43 madres respectivamente), la elevada fertilidad hallada en estos grupos esquimales puede ser producto de elementos aleatorios.

Yanomamas

Los yanomamas del Mucajai se encuentran entre las poblaciones de Sudamérica, cuyas características demográficas hayan sido estudiadas, con menos contactos culturales con el mundo exterior. Este pequeño grupo vive a orillas del río Mucajai, al norte de Brasil, siendo su medio de subsistencia una combinación de horticultura (plátanos y mandioca), caza y forrajeo. El primer contacto con esta población se efectuó en 1958 por los misioneros que habían establecido una misión permanente en esos parajes. Estos misioneros recogieron datos de nacimientos y defunciones, efectuaron censos con periodicidad y trazaron genealogías (Early y Peters, 1990). El estudio de las mujeres yanomamas parece indicar que los patrones de fertilidad anteriores a la llegada europea eran bastante parecidos a los que poseían después de la llegada de los misioneros, con una media de 8 nacimientos vivos. De acuerdo con Early y Peters, la población ha crecido desde 121 habitantes de 1958 a 319 en 1987, un incremento de 198 individuos, lo que significa una tasa anual de crecimiento de 3,5 por ciento. Este valor elevado choca con las estimaciones más modestas de tasas de crecimiento poblacional para los yanomama, de entre 0,5 y el 1 por ciento, efectuadas por Neel *et al.* (1977). Los yanomama son muy fértiles, con una tasa bruta de nacimiento por 50 por mil. Las causas para una fertilidad tan elevada descansan en una edad prematura de menarquía (12,4 ± 0,18), una menopausia prematura (a juzgar por el hecho de que las mujeres de mayor edad que han dado a luz poseía 39,9 años) e intervalos cortos entre embarazos. Early y Peters han observado que las mujeres comienzan a ser sexualmente activas (evidenciado por la existencia de la cohabitación) a los 13 ó 14 años de edad y que el primer hijo nace cuando la madre posee un promedio de 16,8 años. Los yanomama practican algunos tipos de control de natalidad, como

la inducción de abortos y la prolongación del período de alimentación con leche materna, que alcanza en algunos casos hasta los 2,25 años del niño. El número medio de nacimientos vivos para una mujer que ya ha cumplido su período fértil es de 7,9 hijos (Early y Peters, 1989). La tasa efectiva de nacimiento para las mujeres adultas yanomama de hijos nacidos vivos ha sido estimada por Neel y Weiss (1975) en 0,23 —un nacimiento cada cuatro años—. El número medio de hijos dados a luz por mujeres que han alcanzado la menopausia es de 8,2 (Neel *et al.*, 1977). Sin embargo, el antropólogo Napoleon Chagnon (1968) indica que el nivel de fertilidad para los yanomama era relativamente bajo, con un promedio de 3,8 hijos por mujer. Early y Peters están convencidos de que las bajas estimaciones de Chagnon son el resultado de unos datos equivocados. Salzano *et al.*, (1967), presentan los siguientes valores medios de nacidos vivos para mujeres que se hallan cerca de cumplir su período reproductivo (más de 39 años):

	Media	Desviación estándar
Xavante	5,7	± 2,4
Caingang	6,6	± 3,8
Alto Xingu	5,3	

De igual modo, Salzano y Callegari-Jacques (1979) resumen los promedios de tamaños familiares para varias poblaciones de Brasil:

	Media	Desviación estándar
Cashinawa	6,9	± 1,6
Katukina	10,0	± 1,5
Kanamari	6,4	± 0,8
Todos los pueblos	7,4	± 0,7

Estos datos sugieren que los indios de la selva del Amazonas son poblaciones muy fértiles, con un uso mínimo de los métodos contraceptivos.

La tasa de nacimiento bruta de las mujeres yanomama ha sido estimada en 0,059, mientras que la tasa bruta de nacimiento de los varones es ligeramente más baja: 0,056. Cuando se compara las tasas bru-

tas de mortalidad de los yanomama, 0,050 y 0,048, respectivamente, se hace evidente que las tasas de los yanomama son elevadas al compararlas con los de las tasas medias nacionales (Neel *et al.*, 1977).

Los estudios demográficos de pequeñas poblaciones como la de los yanomama poseen generalmente dos tipos de error, el error metodológico (sesgo de estimación e informes equivocados) y el error estadístico, originado por la varianza de la muestra (Leslie y Cage, 1989). En el caso de los yanomama, pueden ocurrir fluctuaciones aleatorias incluso con contabilizaciones completas y exactas. Así, algunos de los parámetros tienen que ser estimados mediante estrategias indirectas, lo que permite la posibilidad de eliminar dichas fluctuaciones (Leslie y Cage, 1989).

Los tlaxcaltecas

Los tlaxcaltecas de México central ofrecen una ocasión para observar poblaciones que se encuentran en proceso de transformación demográfica. Halberstein y Crawford (1975) compararon la estructura demográfica de un enclave tlaxcalteca (llevado del valle de Tlaxcala al valle de México-Cuanalán) con dos comunidades procedentes de Tlaxcala: San Pablo del Monte, en su mayor parte un poblado indio, y la ciudad de Tlaxcala, con una comunidad mestiza. Los resultados indican que Cuanalán y San Pablo del Monte eran más fértiles que el pueblo de Tlaxcala, con una comunidad predominantemente mestiza (véase tabla 8). La pérdida de fertilidad, incluida la esterilidad, ocurre con más frecuencia en Cuanalán que en San Pablo o en la ciudad de Tlaxcala. A pesar de esta mayor pérdida de fertilidad, las mujeres de Cuanalán tienen más hijos, en promedio, a lo largo de sus períodos reproductivos. La ciudad de Tlaxcala, que es principalmente mestiza, exhibe la reducción característica en fertilidad y mortalidad de las poblaciones que están sufriendo una transición demográfica.

Las prácticas culturales deben de haber reducido la fertilidad de algunas poblaciones amerindias. Por ejemplo, los indios havasupai, de Arizona, habitan un área del Cañón del Colorado con abundante agua. A pesar de una agricultura abundante, la población havasupai se ha mantenido estable a lo largo de su historia, sin contar algunas pequeñas fluctuaciones debido a enfermedades epidémicas. Cada pareja ca-

Tabla 8. Comparación de las tasas de fertilidad logradas por las poblaciones tlaxcaltecas de México central (de Halberstein y Crawford, 1975)

Parámetros	Cuanalán	San Pablo	Ciudad de Tlaxcala	Ciudad de México
Número total de mujeres fértiles	415	205	129	1.622
Número medio de niños nacidos vivos	5,51	4,71	4,22	4,07
Varianza en el número de descendientes	10,54	12,35	10,56	
Número medio de años fértiles	25,63	26,60	25,20	
Número medio de nacidos vivos por mujer fértil (más de 39 años)	6,50	6,10	5,36	5,11
Porcentaje de mujeres sin hijos, casadas, más de 40 años	7,60	4,35	4,10	

sada posee un promedio de 4,4 hijos nacidos vivos, aunque pierden una media de 1,1 debido a la mortalidad infantil (Alvarado, 1970). De acuerdo con Alvarado, existe un número de prácticas culturales que limitan aparentemente la fertilidad de los havasupai, las cuales se enumeran a continuación: 1) edad de casamiento (la edad media del primer matrimonio es de 24,6 para los varones y 18,9 para las hembras); 2) la diferencia de edad entre marido y mujer; 3) elevado porcentaje de adultos solteros; 4) efecto espermicida provocado por el uso prolongado de baños de vapor. Los hombres havasupai poseen la costumbre de utilizar los baños de vapor por la tarde, un total de cuatro veces, durante 10 minutos cada vez.

Cada sesión, se sigue de un baño en un arroyo de aguas muy frías. Las temperaturas dentro de la sauna se encuentran entre los 47-69 grados centígrados; el calor, junto con el frío, puede actuar de espermicida dada la sensibilidad de los testículos al calor; 5) a pesar de haberse negado últimamente, el infanticidio, especialmente en el caso de dar a luz a niñas gemelas, puede haber sido practicado a lo largo de la historia de los havasupai. Precisamente, el infanticidio se ha utilizado para explicar la tasa diferencial entre los sexos, que se encuentra entre 101 y 151, entre los havasupai; 6) los abortos provocados se

ha ligado a la rara ocurrencia de los nacimientos ilegítimos en la población.

Estacionalidad de los nacimientos

La estacionalidad de los nacimientos ha sido indicada por Malina y Hines (1977) en un municipio rural de Oaxaca, México, con una población que habla el zapoteca. Se vio que las distribuciones mensuales de nacimientos se desviaban de las esperadas, ya que existían frecuencias anormalmente elevadas en las estaciones lluviosas. La distribución estacional de nacimientos está influida probablemente por los patrones culturales asociados con el ciclo agrario anual. Contrastando con estos resultados se encuentran los trabajos de Cowgill (1966), quien observó que el mayor número de nacimientos tenía lugar en la estación seca en una población de la costa del Pacífico, al sur de México. En sus datos, el mes de diciembre muestra un pico principal de nacimientos seguido de dos picos secundarios en febrero y enero. Su conclusión es que se realizan esfuerzos deliberados para impedir el nacimiento en la estación lluviosa debido a la conocida alta mortalidad.

Fertilidad rural frente a fertilidad urbana

Un informe publicado en 1972 en donde se comparaba las poblaciones amerindias de dos ciudades frente a las de las zonas rurales, contiene resultados que, aparentemente, son contradictorios. Al comparar a los indios seminole de Florida urbanos y rurales, se observa que la reserva seminole rural posee una tasa de fertilidad más elevada que la del enclave más urbano (Liberty *et al.*, 1976). Además, la población de la reserva exhibía no sólo una tasa de fertilidad ligeramente mayor (3,0 hijos vivos por cada mujer entre los 20 y los 40 años de edad, frente a 2,2 hijos dentro de la zona urbana) sino que también presentaba una pérdida reproductiva. Los autores de este artículo explican la diferente fertilidad en base a un mayor uso del control de natalidad por parte de las mujeres urbanas (el 74 por ciento emplea el control de natalidad, frente a un 32,5 por ciento que lo hace dentro de la reserva). Liberty *et al.*, (1976) publicaron otro artículo que hacía

referencia al informe de 1972 sobre otro grupo de indios, procedentes de Nebraska. En este artículo se compara la fertilidad de los indios omaha urbanos frente a los rurales, encontrándose que la relación entre estas variables se hallaban invertidas. En efecto, las mujeres urbanas daban a luz un mayor número de niños que las de la reserva, concretamente 3,39 frente a 3,34. Desgraciadamente, los autores de este artículo no efectuaron el test estadístico de significación de sus resultados. Y si se tiene en cuenta el escaso tamaño de las muestras, y el hecho de que el informe se refiera a muestras de mujeres en el intervalo de edad de 20 a 40 años, las diferencias en las dos publicaciones pueden reflejar distintas composiciones de edad de las muestras. La pregunta «¿se reduce la fecundidad de las mujeres indias urbanas que han abandonado las reservas?» tendrá por lo visto que esperar para poder ser contestada.

Mortalidad

Existe una variación considerable en los patrones de mortalidad observados en las poblaciones contemporáneas del Nuevo Mundo. Tanto el nivel de mortalidad (medido por la tasa de mortalidad y la esperanza de vida) como la forma de la curva de mortalidad específica por edades, difieren sensiblemente entre las diversas poblaciones amerindias. Estas características respecto a la mortalidad parece que son independientes unas de otras (Gage *et al.,* 1989). La esperanza de vida se mide normalmente como el número medio de años que le queda de vida a un individuo de una edad determinada dentro de una población dada. La figura 12 ilustra el rango de variabilidad de una población respecto a la esperanza de vida al nacer, en ciudades de diferente nivel socioeconómico y complejidad cultural. La figura sugiere que en las sociedades preindustriales, la esperanza de vida al nacer se encontraba entre los 20 y los 30 años de edad (Gage *et al.,* 1989). Las sociedades contemporáneas occidentales desarrolladas económicamente exhiben las mayores esperanzas de vida, entre 70 y 80 años. Entre las poblaciones amerindias contemporáneas, la esperanza de vida al nacer de los yanomama es de 21,5 para los hombres y 19,8 para las mujeres (Neel y Weiss, 1975). En esta última publicación se efectuaba una comparación estadística para estudiar el ajuste de diversos modelos de distribu-

ciones de edad con los que se observaban en el censo. Sin embargo, los indios trio, de Surinam, exhibían una esperanza de vida al nacer más elevada (42 años para los hombres y 59 para las mujeres), una diferencia entre sexos considerable (Gage *et al.*, 1984). El patrón de edad de mortalidad entre los yanomama sugiere una mortalidad infantil elevada y una mortalidad media entre los individuos de más edad (véase figura 13). Neel y Weiss (1975), han estimado la mortalidad infantil, incluido el infanticidio, alrededor del 50 por ciento para los yanomama. Las tasas de supervivencia a la edad de 15 años varía alrededor del 50 por ciento, aunque es ligeramente superior en varones que en mujeres. Esta diferencia sexual se debe a las prácticas de infanticidio femenino (Neel *et al.*, 1977). Así mismo, estos mismos autores han observado un alto nivel de mortalidad a lo largo del período reproductivo. La figura compara una tabla de vida occidental con la de los yanomama (Gage, 1988). En contraste con la excepcionalmente baja esperanza de vida al nacer de los yanomama (21,5 para los varones y 19,8 para las hembras), en Estados Unidos, tanto los amerindios como los nativos de Alaska exhiben valores que van de los 67,1 años para los varones hasta el .75,1 para las mujeres. En 1980, la esperanza de vida media para los amerindios era tres años más corta que para la población blanca de los Estados Unidos (IHS, 1989). Esta esperanza de vida se ha incrementado notablemente desde los cálculos basados en el censo de 1940, los cuales daban una esperanza de vida de 51,3 y de 51,9 respectivamente para los varones y las mujeres aborígenes. Kenen y Hammerslough (1987) han comparado las tasas de mortalidad de los indios americanos que viven tanto en las reservas como fuera de ellas en los años 1970 y 1978, subdividiéndolas por edad y por sexo. Así, detectaron una mejora en las tasas de mortalidad para la década, en el grupo de edad de 0 a 4 años. En 1970, las tasas de mortalidad de los individuos que vivían fuera de las reservas no diferían de las de dentro de las mismas. Sin embargo, hacia el fin de la década la tasa de mortalidad fuera de las reservas era más baja.

La mortalidad infantil es mucho mayor en las poblaciones amerindias de América del Sur que la existente en las reservas de los Estados Unidos. Así, la tasa de mortalidad infantil total en Perú en 1960 era de 103,4 por cada mil nacidos vivos, cifra que suponía una mortalidad más de cuatro veces superior al valor general exhibido en los Estados Unidos para todas las razas, 25,3. Por su lado, las cifras para los

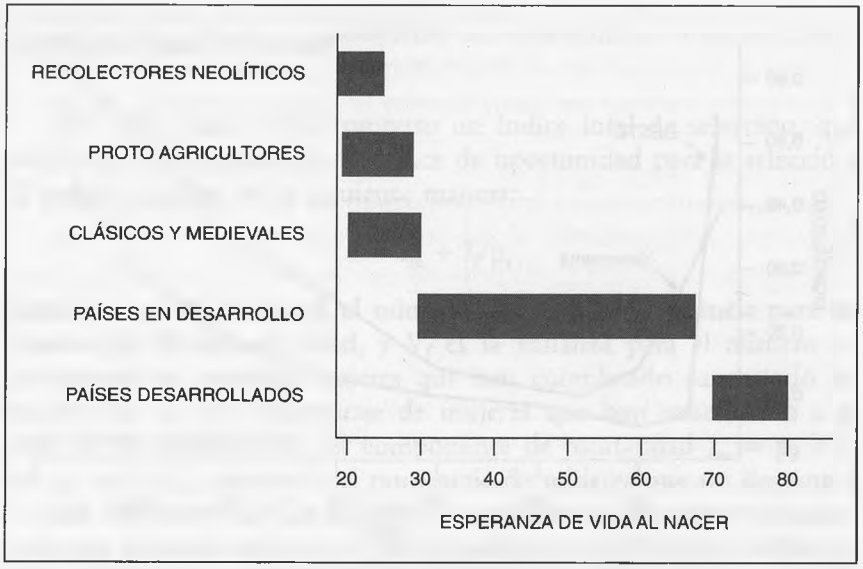

Figura 12. Esperanzas de vida al nacer en varias sociedades (Weiss, 1973).

nativos que residen dentro de las reservas en Estados Unidos, tomadas aproximadamente en las mismas fechas, eran de 65 para 1954 y de 4,8 en 1962. Existen razones complejas para la gran mortalidad entre los niños menores de un año dentro de las poblaciones peruanas, en contraste con las de las reservas de los Estados Unidos. Mazess y Mathisen (1982) en Perú, y Haas (1980) en el altiplano boliviano han demostrado que las tasas de mortalidad en los recién nacidos eran considerablemente más elevadas que las encontradas en altitudes más altas, como en Los Andes. Los bebés indios reciben una mejor atención médica por parte del Servicio de Salud Indio, en el cual, según un informe del HEW de 1964, el 97 por ciento de los partos fueron atendidos por personal médico. Las mayores causas de muerte infantil para los amerindios y los nativos de Alaska entre 1984 y 1986 eran el síndrome de muerte infantil repentino, seguido de anomalías congénitas y el síndrome de insuficiencia respiratoria.

En términos evolutivos, el porcentaje de nacidos vivos que no consiguen alcanzar la edad reproductiva, 15 años, puede indicar las oportunidades de actuación de la selección natural. Las investigaciones de Salzano sobre la demografía de los indios caingang revelan el ele-

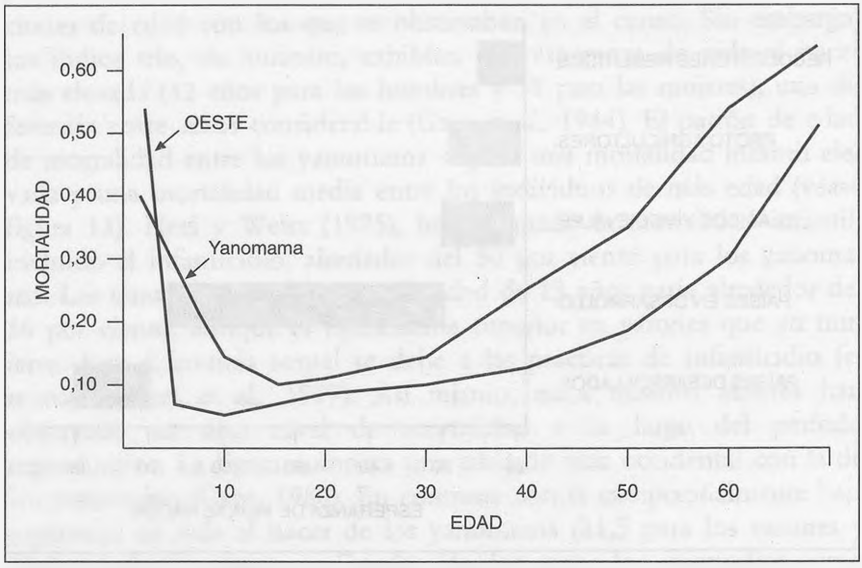

Figura 13. Gráficos comparativos de mortalidad y edad en poblaciones occidentales y yanomamas (Gage *et al.*, 1989).

vado porcentaje de recién nacidos que no consiguen alcanzar los 15 años de edad, esto es, la edad reproductiva. Para cuatro de los poblados caingang, el 41 por ciento morían antes de los 15 años. Neel y Chagnon (1968) proporcionan una estimación de la tasa de mortalidad entre los niños nacidos vivos antes de llegar al período reproductivo en los indios xavante y yanomama. Aproximadamente el 33 por ciento de los xavante y el 16 por ciento de los yanomama recién nacidos no consiguen llegar a los 15 años de edad.

En contrapartida, el 17 por ciento de las mujeres ramah navajo que nacieron entre 1890 y 1909 no llegaron a la edad reproductiva, mientras que el 13 por ciento murió entre 1945 y 1954 (Morgan, 1973). Sin embargo, una elevada proporción de hembras (28 por ciento) que sobrepasaron los 15 años, no tuvieron hijos y, aparentemente, no contribuyeron con sus genes a la próxima generación. Por su parte entre los esquimales canadienses, aproximadamente el 25 por ciento de los nacidos vivos murieron antes de llegar a los 15 años (McAlpine y Simpson, 1976). Por tanto, los cazadors inuit se encuentran a mitad de camino entre los grupos del Amazonas y la reserva de navajos, en cuanto a su capacidad para sobrevivir a la edad de reproducción.

Oportunidad para la selección

En 1958, James Crow propuso un índice total de selección, que más tarde fue denominado el índice de oportunidad para la selección. El índice se define de la siguiente manera:

$$I = I_m + I_f/p_s \qquad (2)$$

donde $I_{f = Vf} / X^2$, siendo X el número medio de descendencia para las mujeres de 45 años de edad, y V_f es la varianza para el número de nacimientos en aquellas mujeres que han completado su período reproductivo; p_s es el porcentaje de mujeres que han sobrevivido a la edad de la reproducción. El componente de mortandad $I_m = p_d / p_s$ con $p_s = 1 - p_{dx}$ (siendo p_d el porcentaje de mujeres que no llegaron a la edad reproductiva). Crow (1989) ha refinado recientemente las componentes originales del índice, dividiéndolo en variables que actúan en diferentes estadios del ciclo vital.

Aunque existen algunas disputas acerca del significado real de las medidas del índice, se han efectuado numerosas estimaciones del índice en cuanto a medida de la oportunidad para la selección en las poblaciones amerindias de todo el continente.

Por ejemplo, en las poblaciones indias de América del Norte, el índice I para la oportunidad de selección parace hallarse entre 0,4 y 1,0. Este intervalo se presenta en las cohortes de edad de los navajos con fechas de nacimiento entre 1844 y 1924 (Morgan, 1973). Neel y Chagnon (1968) dan medidas del índice de selección potencial entre los yanomama y los xavante de América del Sur, con valores para I_t de 0,98 y 0,88, respectivamente. Sin embargo, estas medidas para la oportunidad de selección estaban basadas en medidas de fertilidad extremadamente bajas para los yanomama, con 3,8 niños nacidos vivos. Así mismo, en este trabajo se caracterizaban los índices para poblaciones de «hombres antiguos» en niveles intermedios. Los valores más altos de la oportunidad de selección I se dan en las poblaciones agricultoras, con valores de hasa 3,16 en las poblaciones banyoro bantú de Uganda (Neel y Chagnon, 1968). Por su parte, las comunidades tlaxcaltecas de Cuanalán y San Pablo del Monte exiben ambas un índice alto, característico de las poblaciones agrícolas (véase tabla 9).

Tabla 9. Indice de oportunidad para la selección natural en las poblaciones del Nuevo Mundo

Población	Referencia	I_m	I_f	I
Navajo 1844-1924	Morgan, 1973	0,27	0,50	0,91
Cuanalán	Halberstein & Crawford, 1975	1,47	0,28	2,16
San Pablo	Halberstein & Crawford, 1973	1,63	0,31	2,46
Ciudad de Tlaxcala	Halberstein & Crawford, 1973	0,59	0,35	1,14
México	Spuhler, 1962, 1963	0,49	0,61	1,41
Cashinahua	Johnston & Kensinger, 1971	0,79	0,11	0,98
Maca (Paraguay)	Salzano *et al.*, 1970	0,56	0,21	0,88
Yanomama	Neel & Chagnon, 1968	0,22	0,66	0,88
Xavante	Salzano *et al.*, 1967			
Chile:	Crow, 1966	0,49	0,41	0,90
Pueblos		0,15	0,45	0,67
Poblados		0,33	0,22	0,62
Nómadas		1,38	0,17	1,78
Terena	Salzano & Olivera, 1971	0,27	0,28	0,63
Cayapo	Salzano, 1971	0,34	0,38	0,71
Seis tribus Caingang	Salzano, 1961, 1964, 1965	0,49-0,78	0,26-0,81	0,90-2,20

Longevidad

Existe un gran número de referencias acerca de valles escondidos, en donde sus habitantes poseen esperanzas de vida excepcionales ¡e incluso aumentan! (Leaf, 1973). Entre estas poblaciones supuestamente longevas, el médico Alexander Leaf ha hecho referencia a una comunidad del Nuevo Mundo, en Ecuador, llamada Vilcabamba (al igual que Abkhasia en Georgia y Hunzas en Pakistán). Investigadores soviéticos han empobrecido, contra su voluntad, la fuente de la eterna juventud en Abkhasia, demostrando que dos tercios de los dolgozhitilii habían exagerado sus edades de modo significativo. Otros estudios in-

dican, del mismo modo, que al efectuar correcciones a estas exageraciones, la esperanza de vida en Georgia no era diferente a la de Miami, Florida.

Mazess y Foreman (1979) han examinado la anecdótica afirmación acerca de una longevidad extrema en Vilcabamba, encontrando, como en Abkhasia, que los habitantes exageraban en cuanto a la existencia de supuestos individuos centenarios. Concretamente, existía un patrón tradicional en el que se exageraban edades de entre 60 y 70 años en adelante (Mazees y Foreman, 1979). En un estudio posterior, Mazees y Mathisen (1982) realizaron tablas de vida para Vilcabamba, basándose en un método de cohortes sintéticas, empleando únicamente datos acerca de la mortalidad. También calcularon la esperanza de vida utilizando datos que habían sido previamente corregidos de sus exageraciones, así como datos sin corregir. Los análisis revelaron que las poblaciones rurales del Ecuador no muestran una longevidad inusual, y que la esperanza de vida al nacer en Vilcabamba era parecida a la que existía en los Estados Unidos unos sesenta años atrás.

Causas de muerte

La lista de las principales causas de muerte entre los nativos de los Estados Unidos de todas las edades está encabezada por las enfermedades del corazón, los accidentes, los tumores malignos, las enfermedades cardiovasculares, las enfermedades crónicas del hígado y la cirrosis, la diabetes mellitus, la neumonía y la gripe, el homicidio y el suicidio. La alta incidencia de la diabetes mellitus y las enfermedades del hígado son especialmente características si se comparan con los estadounidenses blancos. Al separar las causas de mortalidad por sexos, se observa un mayor nivel de mortalidad debido a accidentes (112,8/cien mil) en los varones que el 41,6 por cien mil de las hembras nativas. Así, los accidentes son la segunda causa principal de muerte entre los varones amerindios. Estos valores dan una idea de las causas de mortalidad de los varones en comparación con las hembras en las poblaciones amerindias y nativas de Alaska de los Estados Unidos.

La verificación de las principales causas de muerte entre los indios de América del Sur de la selva tropical presenta cierta dificultad, debi-

do a la creencia de instalaciones de laboratorio y de personal capacitado para el establecimiento de diagnósticos. De este modo, la mayor parte de los datos acerca de las causas de muerte provienen de las misiones o de los antropólogos y médicos que se desplazan a la región, quienes pueden tropezarse con una epidemia infecciosa en progreso. Se han dado a conocer algunas evidencias de la exposición a ciertas enfermedades y probables causas de muerte en las tribus indias del Parque Nacional Xingu, en Brasil, encontradas recientemente, gracias a la realización de tests de tuberculina (Nutels, 1968). Los efectos provocados al introducir la viruela en estas poblaciones han sido descritos por Centerwall, 1968. En los yanomama del Mucajai, Early y Peters (1990) describen la edad, el sexo y las posibles causas de 129 muertes (establecidas por los misioneros) que han ocurrido desde la primera vez que fueron contactados. Así, las enfermedades infecciosas eran la causa principal (aproximadamente el 50 por ciento), seguida del infanticidio (14 por ciento), el homicidio, los accidentes y un 28 por ciento de muertes por causa desconocida. Las frecuencias y las causas exactas de muerte en estas poblaciones deberían contemplarse únicamente como aproximaciones groseras, ya que los misioneros carecían del entrenamiento adecuado para diagnosticar e, incluso si lo poseían, no existían instalaciones adecuadas para establecer diagnósticos con una base tecnológica ni tampoco la posibilidad, generalmente, de efectuar autopsias debido a la oposición de los parientes del fallecido.

En las poblaciones tlaxcaltecas de México, por su lado, las principales causas de muerte difieren de modo significativo de aquellas observadas en los nativos pertenecientes a los Estados Unidos. Así, las dos primeras causas mortales son las infecciones respiratorias (neumonía, neumonitis y bronquitis) y desórdenes gastrointestinales (gastroenteritis, gastritis, disentería, enterocolitis, diarrea, parasitosis y enfermedades de este tipo). Además, las infecciones respiratorias acompañan a menudo a las infecciones sistemáticas (Halberstein y Crawford, 1973). El principal factor que contribuye a la elevada tasa de desórdenes gastrointestinales en San Pablo y en Cuanalán lo constituye el consumo de aguas contaminadas. En el pueblo mestizo de Tlaxcala, las disfunciones cardiovasculares han reemplazado a los desórdenes gastrointestinales en el segundo lugar en la lista de las principales causas de muerte (véase la tabla 10). Los accidentes y la violencia se encuentran combinados siendo la cuarta y la quinta causas de muerte. Las causas de mortalidad en las tres

poblaciones tlaxcaltecas reflejan los cambios socioeconómicos que tienen lugar en las sociedades mexicanas como consecuencia de la adopción, por parte de los «Indios» y sus hijos, del estilo de vida mestizo. Estos cambios dan como resultado una tasa de mortalidad inferior (debido a una mejor atención de la salud, vacunaciones e higiene) y una reducción de la fecundidad debido al uso de los anticonceptivos.

Tabla 10. Principales causas de muerte en tres comunidades tlaxcaltecas de México central (de Halberstein y Crawford, 1975)

San Pablo	Cuanalán	Ciudad de Tlaxcala
1. Infecciones respiratorias ..... 32,65 %	1. Infecciones respiratorias ..... 21,05 %	1. Infecciones respiratorias ..... 25,8 %
2. Desórdenes gastrointestinales ..... 17,55 %	2. Desórdenes gastrointestinales ..... 19,85 %	2. Disfunciones cardiovasculares ..... 17,98 %
3. Infecciones infantiles ..... 11,42 %	3. Infecciones infantiles ..... 12,67 %	3. Infecciones infantiles ..... 12,22 %
4. Accidentes o violencia ..... 10,61 %	4. Disfunciones cardiovasculares ..... 8,37 %	4. Accidentes o violencia ..... 8,63 %
5. Disfunciones cardiovasculares ..... 3,67 %	5. Accidentes o violencia ..... 7,17 %	5. Desórdenes gastrointestinales ..... 5,75 %
6. Tuberculosis ..... 1,63 %	6. Cáncer ..... 7,17 %	6. Cáncer ..... 5,03 %
7. Otras ..... 22,47 %	7. Cirroris o hígado 4,54 %	7. Tuberculosis ..... 4,31 %
	8. Otras ..... 15,54 %	8. Otras ..... 20,19 %

Las primeras causas de muerte en México en 1960 (Gabaldón, 1965) eran: los desórdenes gastrointestinales (tasas de 170,5 por cien mil habitantes), la neumonía (141,4/por cien mil) y las enfermedades infantiles, incluyendo los partos prematuros (134,00). Las dos primeras se deben a agentes infecciosos y a enfermedades del sistema cardiovascular y no se sitúan hasta la quinta causa principal de mortalidad, por lo que, a este respecto, puede decirse que Cuanalán y San Pablo reflejan el patrón del Tercer Mundo de México, mientras que la ciudad de Tlaxcala comienza a mostrar la incidencia mayor de las enfermedades degenerativas, propias de poblaciones más desarrolladas.

Migración

Los patrones de migración de las poblaciones humanas se encuentran bajo la influencia de un cierto número de factores sociales, demográficos y ecológicos, como la estructura por sexo y por edad de la

población, la organización social y la distribución geográfica de agregados en patrones de apareamiento. Así, en las sociedades matrilineales como los indios navajo, existe normalmente preferencia por la matrilocalidad. Como resultado de ello, se espera que existan altas tasas de inmigración y emigración local entre los varones. Los datos sobre los movimientos migratorios de los navajo (Morgan, 1973) son consistentes con estas expectativas.

Las razones primarias para los movimientos migratorios entre los indios yanomama del Mucajai son el casamiento, los prisioneros tomados en asaltos, y posteriormente incorporados en la sociedad, y la huida del poblado para evitar venganzas (Early y Peters, 1990). Casi el 50 por ciento de los abandonos de los pueblos se efectúan para contraer matrimonio. El casamiento con gentes de fuera es con frecuencia una necesidad para los hombres del Mucajai, debido a la ausencia de mujeres en edad para casarse. En otros casos, la organización social y la sangre tribal son los determinantes primarios de los patrones de migración observados.

Salzano *et al.* (1980) han descrito la estructura demográfica de un grupo de indios brasileños (los ticuna) que fueron encontrados en el siglo XVII. Los ticuna, constituyen uno de los grupos más grandes de descendientes procedentes de una única tribu de Brasil, alcanzando alrededor de los 11.000 individuos. El acervo genético de los ticuna está compuesto por un 8 por ciento aproximadamente de mestizaje y menos de un 1 por ciento procedentes de antecesores no indios. Existe una considerable exogamia entre los ticuna, y la distancia entre el lugar de nacimiento y el lugar de residencia varía entre los 0 y los 608 kilómetros. Sin embargo, casi todas entran dentro de un radio de 150 kilómetros, con excepción de una comunidad en donde el 58 por ciento de los adultos nacieron a más de 200 kilómetros de distancia. Es sorprendente observar las distancias recorridas por estos indios que se han visto poco influidos por otras culturas para llevar a cabo la migración. Sin duda, los efectos de las explotaciones de caucho han contribuido en gran medida a la movilidad de estos grupos del Amazonas.

Muchas comunidades agricultoras de los pueblos indígenas del Nuevo Mundo siguen una existencia más sedentaria, estando a menudo los poblados separados unos de otros por largas extensiones de tierra sin habitar. Este aislamiento geográfico relativo favorece la endogamia y la tendencia a emigrar de individuos o familias enteras. Cavalli-

Sforza y Bodmer (1971) han dado a conocer, en su famoso volumen, datos no publicados de sus colegas de Stanford, sobre los patrones de migración de indios mayas agricultores, residentes cerca de Atitlán, en Guatemala. Estos datos fueron reunidos para formar una matriz de migración que consistía en los datos acerca del lugar del nacimiento de los padres, en las columnas, y el lugar de nacimiento de los hijos, en las líneas (véase tabla 11). Estos poblados poseían una elevada endogamia, con un 93 a un 100 por ciento de concordancia entre los lugares de nacimiento de los padres y los hijos. La migración del exterior (presión sistemática) variaba entre un 0,003 y 0,051, indicando poblaciones relativamente pequeñas y cerradas, sujetas a procesos estocásticos en sus genes. Debido al alto grado de aislamiento, los poblados de Guatemala alcanzan el equilibrio genético predicho en unas 200 generaciones, entre 4.000 y 5.000 años (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971). Esto contrasta marcadamente con otras poblaciones menos endogámicas que requieren pocas generaciones para alcanzar el equilibrio. Empleando esta matriz, he calculado los valores de semejanza predecida, Phi y F_{st}, para estas poblaciones. El valor del F_{st}, 0,08 sugiere que la estructura de esta población maya subdividida favorece la microdiferenciación genética de los poblados aislados. Los procesos estocásticos tenderían a prevalecer en estos poblados pequeños y reproductivamente aislados, que experimentan al mismo tiempo bajos niveles de presión sistemática.

Tabla 11. Matriz de migración basada en los lugares de nacimiento de los progenitores frente a los lugares de nacimiento de la descendencia, en seis poblados mayas cerca del lago Atlitán (de Cavali-Sforza y Bodmer, 1971)

		Lugar de nacimiento de los progenitores					
		SA	ACDO	SAP	SCP	SCL	JAI
Lugar de nacimiento de la descendencia	SA	298	0	0	0	0	0
	CDO	6	134	0	0	0	0
	SAP	0	0	543	2	0	0
	SCP	0	1	7	298	0	0
	SCL	0	0	0	0	176	3
	JAI	0	0	0	0	2	26
Población		3.000	300	548	309	182	32
Migración exterior		0,051	0,014	0,005	0,010	0,003	0,125

El estudio de las comunidades tlaxcaltecas permite examinar los efectos de la influencia cultural y la urbanización sobre los movimientos poblacionales. Tanto Cuanalán como San Pablo del Monte son comunidades agricultoras rurales del altiplano de México. La ciudad de Tlaxcala es un pequeño pueblo con una población aproximada de 15.000 habitantes. Los patrones de migración de estas comunidades señalan que Tlaxcala posee los porcentajes más elevados de movimientos tanto hacia el interior como hacia el exterior de la comunidad. En contraste con esto último, San Pablo presenta las tasas de endogamia más elevadas, con sólo un 2 por ciento de movimiento hacia el exterior del municipio. En las últimas cuatro generaciones, la tasa de migración hacia el exterior para San Pablo era de 4,1 por ciento, mientras que Tlaxcala poseía una tasa de inmigración del 18,8 por ciento. La elección de la pareja no es simplemente endógama en el municipio, sino que lo es en el mismo barrio. Casi el 75 por ciento de los casamientos en San Pablo se contraen entre parejas que han nacido en el mismo barrio. En Tlaxcala, existe este mismo patrón de casamiento, pero con una proporción de casados procedentes del exterior del municipio más elevada (casi el 20 por ciento).

Además de la extrema endogamia que presentan la mayoría de las poblaciones nativas agricultoras, se ha descrito a una comunidad existente al margen de las reservas como una «marmita genética». Esta comunidad india, predominantemente papago, consiste en un pueblo, denominado Ajo, que explota una mina de cobre y que se halla formado por habitantes anglófonos, indios y mexicanos. La comunidad se encuentra situada a ocho millas al oeste de la reserva papago más grande y ha sido estudiada por Lamb (1975), quien la calificó de joven y muy inestable. Aproximadamente el 40 por ciento de la población proviene del exterior y el 70 por ciento de éstos, vino con más de 20 años de edad. La migración hacia el exterior es también alta, con más del 30 por ciento de los individuos del grupo de edad de 20 a 44 años abandonando la comunidad. Lamb ha analizado los patrones de casamiento para este pueblo (tomando 161 casamientos), encontrando que el tipo de casamiento más frecuente era el que se efectuaba entre papagos (53,4 por ciento). Casi el 37 por ciento de los casamientos eran heterogéneos con respecto a la sangre india. La disponibilidad de trabajo en las minas ha atraído la residencia temporal de los papagos así como su cruzamiento con otros grupos étnicos.

Conclusión

Salzano y Callegari-Jacques (1988) han resumido las estructuras demográficas y poblacionales de las poblaciones amerindias en tres estados evolutivos: 1) cazadores-recolectores con agricultura incipiente; 2) agricultores avanzados y pescadores y 3) pastores y poblaciones que viven en áreas habitadas de mucha densidad y en centros industrializados. De este modo, estos autores consideran a los yanomama, trio, cayapo, xavante y warao como representantes de los cazadores recolectores con agricultura incipiente. De acuerdo con los mismos autores, estos grupos siguen el modelo de estructura de población de fisión-fusión, poseen una fecundidad y mortalidad moderada, y la migración se da a lo largo de líneas de parentesco, resultando en una partición no aleatoria del acervo genético. Los pescadores y agricultores avanzados son sedentarios y viven en grupos separados unos de otros por grandes franjas de tierra sin cultivar. Así, las migraciones se llevan a cabo por los individuos o por pequeñas familias, al tiempo que existe una endogamia considerable. Estos grupos agricultores tienden a poseer una fertilidad alta, al igual que morbilidad y mortalidad elevadas. La matriz de migración para los seis poblados mayas (mencionados anteriormente en este mismo capítulo) ilustra la relativamente baja tasa de migración y la elevada endogamia. Del mismo modo, los poblados tlaxcaltecas como San Pablo del Monte, exhiben una alta mortalidad, morbilidad y fertilidad, en contraste con las comunidades más «mestizoides» como la ciudad de Tlaxcala o Saltillo. En el tercer estado, el tamaño de la población se incrementa notablemente, el aislamiento reproductivo decrece y aparece una tendencia hacia las densidades uniformes a lo largo de una gran región. Tanto la fecundidad como la mortalidad y la morbilidad disminuyen en porcentajes gracias a la generalización de los servicios de salud pública, la disponibilidad de las medicinas modernas y el uso de los anticonceptivos. La estructura de la población se asemeja al aislamiento definido mediante el modelo por la distancia de Malecot. Los Imperios Inca, Azteca y Maya son los que mejor se aproximan a este estado evolutivo.

Esta organización de las poblaciones del Nuevo Mundo basadas en las estructuras demográficas proporcionan un modelo para ajustar la enorme cantidad de variación observada en un único modelo. Sin embargo, existen numerosas excepciones a esta construcción, tales como

la alta fertilidad en los yanomama, en vez de los niveles moderados que predice el modelo o, por ejemplo, el hecho de que los grupos cazadores del Ártico no sigan el modelo de fisión-fusión. El empleo de un modelo unificador, tal como sugieren Salzano y Callegari-Jacques, es útil en tanto en cuanto los llamados estados no son utilizados únicamente desde una perspectiva cultural evolutiva. Cada estado no tiene necesariamente que dar origen al próximo, sino que aparecen como resultado de las restricciones ecológicas actuando sobre los eventos históricos únicos y por medio de la acción de la evolución. Por ejemplo, las poblaciones anabaptistas menonitas, practican la agricultura intensiva pero al mismo tiempo cumplen el modelo de fisión-fusión. En otras palabras, las poblaciones con estructuras parecidas a este modelo se dan tanto históricamente como evolutivamente dentro de diversos niveles de desarrollo tecnológico.

Bibliografía citada

A.L. Alvarado, «Cultural determinants of population stability in the Havasupai Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 33, 1970, pp. 9-14.

A.J.G. Araujo, L.F. Ferreira, U.E.C. Canfalonieri y M. Chame, «Hookworms and the peopling of America», *Cad. Saude Publica*, 40, 1988, pp. 226-233.

B. Arriaza, M. Alison y E. Gerszten, «Maternal mortality in pre-Columbian Indians of Arica, Chile», *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 1988, pp. 35-71.

W. Borah y S.F. Cook, «The aboriginal population of Central Mexico on the Eve of the Spanish Conquest», 45, *Ibero-Americana*, Berkeley, 1963.

E.R. Brennan, «Factors underlying decreasing fertility among the Garifuna of Honduras», *American Journal of Physical Anthropology*, 60, 1983, p. 177.

J. Buikstra, «Hopewell in the Lower Illinois Valley», *Northwestern Archeological Program Scientific Papers*, Evanston, 1976.

L.L. Cavalli-Sforza y W.F. Bodmer, «The Genetics of Human Population», W.H. Freeman, San Francisco, 1971.

W.R. Centerwall, 1968, *op. cit.*

N.A. Chagnon, «Yanomamo: The Fierce People», Holt, Rinehart y Winston, Nueva York, 1968.

M. Chapman, «Infanticide and fertility among Eskimos: A computer simulation», *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 1980, pp. 317-327.

U.M. Cowgill, «The season of birth in man: The northern New World», *Kroeber Anthropological Society Papers*, n.° 35, Berkeley.

M.H. Crawford, 1983, *op. cit.*

M.H. Crawford y G. Gmelch, «Demography, ethnohistory and genetics of the Irish Tinkers», *Social Biology*, 21, 1975, pp. 321-331.

M.H. Crawford, D.D. Dykes y H.F. Plesky, «Genetic structure of Mennonite populations of Kansas and Nebraska», Human Biology, 61, 1989, pp. 493-514.

J.F. Crow, «Some possibilities for measuring selection intensities in man», *Human Biology*, 30, 1958, pp. 1-13.

J.F. Crow, «The quality of people: Human evolutionary changes», *Bioscience*, 16, 1966, pp. 863-867.

R. Custodio y R.G. Huntsman, «Abnormal hemoglobins among the Black Caribs», *Current Developments in Anthropological Genetics*. Vol. 3. *Black Caribs. A Case Study in Biocultural Adaptation*, Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 335-344.

J.D. Early y J.F. Peters, *The Population Dynamics of the Mucajai Yanomana.*

J.W. Eaton y A.J. Mayer, «The social biology of very high fertility among the Hutterites», *Human Biology*, 25, 1953, pp. 206-264.

I.L. Firschein, «Population dynamics of the sickle-cell trait in Black Caribs of British Honduras, Central América», *American Journal of Human Genetics*, 13, 1961, pp. 233-254.

I.L. Firschein, «Demographic patterns of the Garifuna (Black Caribs) of Belize», *Current Developments in Anthropological Genetics*. Vol. 3. *Black Caribs. A case Study in Biocultural Adaptation*, Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 67-84.

A. Gabaldón, «Leading causes of death in Latin America», *Components of Population Change in Latin America, Milbank Memorial Quarterly*, 43, 1965, pp. 242-257.

T.B. Gage, «Mathematical hazard models of mortality: An alternative to model life tables», *American Journal of Physical Anthropology*, 76, 1988, pp. 429-441.

T.B. Gage y B. Dyke, «Parameterizing abridged mortality tables: The Siler three component hazard model», *Human Biology*, 58, 1986, pp. 275-291.

T.B. Gage, B. Dyke y P.G. Riviere, «Estimating mortality from two censuses: An application to the Trio of Surinam», *Human Biology*, 56, 1984, pp. 489-502.

T.B. Gage, J.M. McCullough, C.A. Weitz, J.S. Dutt y A. Abelson, «Demographic studies and human population biology», *Human Population Biology* (eds. M.A. Little and J.D. Haas), *Oxford University Press*, Oxford, 1989, pp. 45-65.

J.D. Haas, «Maternal adaptation and fetal growth at high altitude in Bolivia», *Social and Biological Predictors of Nutritional Status, Physical Growth, and Neurological Development, Academic Press*, Nueva York, 1980, pp. 257-290.

R.A. Halberstein y M.H. Crawford, «Human biology in Tlaxcala, Mexico: Demography», *American Jorunal of Physical Anthropology*, 36, 1973, pp. 199-212.

R.A. Halberstein y M.H. Crawford, «Demographic structure of a transplanted Tlaxcalan population in the Valley of Mexico», *Human Biology*, 47, 1975, pp. 201-232.

M. Harris, «Patters of Race in the Americas», Walker and Co., Nueva York, 1964.

E.A. Hooton, «The Indians of Pecos Pueblo. A study of their skeletal remains», *Papers of the Philips Academy Southwestern Expedition*, 4, 1930, Yale University Press, New Haven.

N. Howell, «Toward a uniformitarian theory of paleodemography», *The Demographic Evolution of Human Populations*, Academic Press, Nueva York, 1976, pp. 25-40.

F.S. Hulse, «Ripples on a gene pool: The shifting frequencies of blood-type alleles among the Indians of the Hupa Reservation», *American Journal of Physical anthropology*, 18, 1960, pp. 141-152.

Indian Health Service, *Trends in Indian Health*, Department of Health and Human Services, Washington D.C., 1989.

S.R. Johansson, «The demographic history of the native peoples of North America: A selective bibliography», *Yearbook of Physical Anthropology*, 25, 1982, pp. 133-152.

F.E. Johnston y K.M. Kensinger, «Fertility and mortality differences and their implications for microevolutionary change among the Cashinahua», *Human Biology*, 43, 1971, pp. 356-364.

L.W. Konigsberg, «Migration models of prehistoric postmarital residence», *American Journal of Physical Anthropology*, 77, 1988, pp. 471-482.

R.A. Lane y A. Sublett, «The osteology of social organization», *American Antiquities*, 37, 1972, pp. 186-201.

N.P. Lamb, «Papago Indian admixture and mating patterns in a mining town: A genetic cauldron», *American Journal of Physical Anthropology*, 42, 1975, pp. 71-80.

W.S. Laughling, «Aleuts: Ecosystem, holocene history and Siberian origin», *Science*, 189, 1975, pp. 507-515.

W.S. Laughling, A.B. Harper y D.D. Thompson, «New approaches to the pre- and post-contact history of Arctic peoples», *American Journal of Physical Anthropology*, 51, 1979, p. 579-588.

A. Leaf, «Getting old», *Scientific American*, 229, 1973, pp. 44-54.

P.W. Leslie y T.B. Gage, «Demography and human population biology: Problems and progress», *Human Population Biology* (eds. M.A. Little and J.D. Haas), Oxford University Press, Oxford, 1989, pp. 15-44.

M. Liberty, D.V. Hughey y R. Scaglion, «Rural and urban Omaha Indian fertility», *Human Biology*, 48, 1976, pp. 59-71.

M. Liberty, R. Scaglion y D.V. Hughey, «Rural and urban Seminole Indian fertility», *Human Biology*, 48, 1976, pp. 741-756.

P.J. McAlpine y N.E. Simpson, «Fertility and other demographic aspects of the Canadian Eskimo communities of Igloolik and Hall Beach», *Human Biology*, 48, 1976, pp. 113-138.

R.M. Malina y J. Hines, «Seasonality of births in a rural Zapotec-speaking municipio», *Human Biology*, 49, 1977, pp. 125-138.

R.M. Malina y J. Hines, «Differential age effects in seasonal variation of mortality in a rural Zapotec-speaking municipio» *Human Biology*, 49, 1977, pp. 415-428.

R.B. Mazess y S.H. Forman, «Longevity and age exaggeration in Vilcabamba, Ecuador», *Journal of Gerontology*, 34, 1979, pp. 94-98.

R.B. Mazess y R.W. Mathisen, «Lack of unusual longevity in Vilcabamba, Ecuador», *Human Biology*, 54, 1982, pp. 517-524.

R. Millon, «Urbanization at Teotihuacan», *The Teotihuacan Map*, vol. 1, University of Texas Press, Austin, 1973.

K. Morgan, «Historical demography of a Navajo community», *Methods and Theories of Anthropological Genetics* (eds. M.H. Crawford and P.L. Workman), University of New Mexico Press, Albuquerque, 1973, pp. 263-314.

J.V. Neel y N. Changnon, «Demography of two tribes of primitive relatively unacculturated American Indians». *Proceedings of the National Academuy of Science USA*, 59, 1968, pp. 680-689.

J.V. Neel y K.M. Weiss, «The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 42, 1975, pp. 25-52.

J.V. Neel, M. Layrisse y F.M. Salzano, «Man in the tropics: The Yanomama Indians», *Population Structure and Human Variation* (ed. G.A. Harrison), Cambridge University Press, Cambridge, 1977, pp. 109-142.

Norton Sound Health Corporation, Unpublished report, Nome, 1978.

N. Nutels, «Medical problems of newly contacted Indian groups», *Biomedical Challenges Presented by the American Indian, Pan American Health Organization*, Washington D.C., 1968, pp. 68-76.

D.H. O'Rourke y M.H. Crawford, «Odontometric analysis of four Tlaxcaltecan communities», *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology and Genetics* (ed. M.H. Crawford), University of Kansas Publications in Anthropology, 7, Lawrence, 1977, pp. 81-92.

D.W. Owsley y W.W. Bass, 1979, *op. cit.*

W. Peterson, «A demographer's view of prehistoric demography», *Current Anthropology*, 16, 1975, pp. 227-245.

J.A. Price, «Indians of Canada. Cultural Dynamics», *Sheffield Publishing*, Salem, 1988.

K. Rasmussen, «The Netsilik Eskimos», *Rep. Fifth Thule Expedition*, 8, Nordisk Forlak, Copenhague, 1931.

C.B. Ruff, «A reassessment of demographic estimates for Pecos Pueblo», *American Journal of Physical Anthropology*, 54, 1981, pp. 147-151.

F.M. Salzano, «Studies on the Caingang Indians. I. Demography», *Human Biology*, 33, 1961, pp. 110-130.

F.M. Salzano, «Demographic studies on Indians from Santa Catarina, Brazil», *Acta. Gent. Gemellol.*, 13, 1964, pp. 278-294.

F.M. Salzano, «Selection intensity in Brazilian Caingang Indians», *Nature*, 199, 1965, p. 514.

F.M. Salzano, «Survey of the unaccultured Indians of Central and South America», *Biomedical Challenges Presented by the American Indian, Pan American Health Organization*, Nueva York, pp. 59-66.

F.M. Salzano, «Demographic and genetic interrelationships among the Cayapo Indians of Brazil», *Social Biology*, 18, 1971, pp. 148-157.

F.M. Salzano y S.M. Callegari-Jacques, «Genetic demography of the Central Pano and Kanamari Indians of Brazil», *Human Biology*, 51, 1979, pp. 551-564.

F.M. Salzano y S.M. Callegari-Jacques, «South American Indians. A case Study in Evolution», Clarendon Press, Oxford, 1988.

F.M. Salzano, S.M. Callegari-Jacques y J.V. Neel, «Genetic demography of the Amazonian Ticuna Indians», *Journal of Human Evolution*, 9, 1980, pp. 179-191.

F.M. Salzano, R. Moreno, M. Palatnik y H. Gershowitz, «Demography and H-Lea salivary secretion of the Maca Indians of Paraguay», *American Journal of Physical Anthropology*, 33, 1970, pp. 383-388.

F.M. Salzano, J.V. Neel y D. Maybury-Lewis, «Further studies on the Xavante Indians. I. Demographic data on two additional villages: Genetic structure of the tribe», *American Journal of Human Genetics*, 19, 1967, pp. 463-489.

F.M. Salzano y R.C. De Olivera, «Generic aspects of the demography of Brazilian Terena Indians», *Social Biology*, 17, 1970, pp. 217-223.

C. Schrire y W.L. Stiger, «A matter of life and death: An investigation into the practice of female infanticide in the Arctic», *Man*, 9, 1974, pp. 161-184.

D.G. Smith, «Fertility differentials within a subdivided population: A controlled comparison of Four Sells Papago isolates», *Human Biology*, 52, 1980, pp. 325-342.

J.N. Spuhler, «Empirical studies on quantitative human genetics», *The Use of Vital Statistics for Genetic and Radiation Studies, United Nations - World Health Organization*, Nueva York, 1962.

J.N. Spuhler, «The scope for natural selection in man», *Genetic Selection in Man* (ed. W.J. Schull), Univertisty of Michigan Press, Ann Arbor, 1963, pp. 1-99.

S. Stinson, «The interrelationship of mortality and fertility in rural Bolivia», *Human Biology*, 54, 1982, pp. 299-313.

R. Storey, «Perinatal mortality at pre-Columbian Teotihuacan», *American Journal of Phusical Anthropology*, 69, 1986, pp. 541-548.

D.H. Ubelaker, «Reconstruction of Demographic Profiles from Ossuary Skeletal Samples: A Case Study from the Tidewater Potomac», *Smithsonian Contributions to Anthropology*, n.° 18, Washington D.C., 1974.

K.M. Weiss, «Demographic models for anthropology», *Society for American Archaeology, Memoir, 27*, 1973.

Capítulo IV

VARIABILIDAD GENÉTICA EN LAS POBLACIONES CONTEMPORÁNEAS DE LAS AMÉRICAS

Introducción

Antes de examinar la variabilidad genética observada en las poblaciones nativas contemporáneas del continente americano, es preciso analizar algunas de las causas responsables de la aparición de este fenómeno. Es bastante improbable que la variabilidad observada hoy en día se asemeje a la que existía en tiempos precolombinos. Los patrones de variabilidad actuales son el resultado de una serie de fenómenos, a saber:

1) El número y tamaño de las migraciones (expansiones) a través de Beringia. Como se mencionó en el capítulo I, existe una controversia considerable respecto al número de migraciones desde Siberia hacia Alaska que contribuyeron con sus genes a las poblaciones de América. ¿Qué proporción de la variabilidad genética se debe a la heterogeneidad de las poblaciones iniciales y qué porcentaje ha sido fabricado en América? Si los grupos antecesores eran de pequeño tamaño, entonces los procesos estocásticos deberían haber contribuido en buena medida a la variabilidad observada.

2) Continuación postglacial del flujo genético hacia el continente americano. Los trabajos de campo que he realizado con los esquimales de la isla de San Lorenzo y Wales, en Alaska, han arrojado como resultado que, a pesar de los enormes impedimentos de naturaleza política respecto al flujo genético, el contacto entre el Viejo y el Nuevo Mundo continúa. Así, hasta la Segunda Guerra Mundial, los esquimales continuaban cruzando el macizo de hielo hacia Siberia para conseguir mujeres. Yo sostengo que el contacto social ha seguido existiendo

en la región Norton Sound, a ambos lados del estrecho de Bering, y que el aislamiento reproductivo entre el Viejo y el Nuevo Mundo es un mito. De igual modo, existen evidencias basadas en la parasitología (véase capítulo II) de que la presencia de algunos helmintos en América del Sur sólo puede explicarse por medio de la existencia de contactos trans-Pacíficos. En efecto, hay una especie determinada de helminto que no pudo haber acompañado a los primeros emigrantes a lo largo del estrecho de Bering debido a que parte de su ciclo vital requiere la supervivencia del parásito en el sustrato. Este parásito no puede ser transmitido de hospedador en hospedador, y lo más probable es que haya llegado al Nuevo Mundo con el naufragio de marineros procedentes de Asia.

3) Reducción de la población debido a epidemias, guerras y esclavismo. La población del Nuevo Mundo, a la llegada de los europeos, ha sido estimada entre los 8,4 millones (Kroeber, 1939) y la estimación de Dobyns (1966), entre 90 y 112 millones. La «verdad» descansa probablemente a mitad de camino entre estas dos cifras, mi sugerencia (véase capítulo II) es de 44 millones. En cualquier caso, esta población se redujo a unos pocos millones de supervivientes, en su nadir poblacional, en todo el continente. El despoblamiento varía entre las distintas regiones desde la extinción total de algunas poblaciones hasta tasas de supervivencia de uno de cada tres, en áreas como Tlaxcala, que supieron impedir los asaltos indiscriminados de la colonización. Fitch y Neel, 1969, advierten lo siguiente:

> ...un cierto número de tribus... han resultado diezmadas después de la llegada de Colón, de un modo no aleatorio, como resultado de las enfermedades, las guerras o las persecuciones. En consecuencia, se deben de haber llevado a cabo distorsiones indiscriminadas en el paisaje precolombino.

En términos genéticos, la cuestión importante es «¿quién sobrevivió?» ¿Son los supervivientes una muestra aleatoria de las poblaciones anteriores a la llegada europea, o son el resultado de una selección intensiva y de la ocurrencia de sucesos históricos únicos? Con más exactitud, las frecuencias de los distintos productos génicos como los grupos sanguíneos, las enzimas y las proteínas han experimentado una selección y no son representativos de las poblaciones nativas precolom-

binas. Así mismo, ciertas pruebas como el número exacto de linajes de ADN mitocondrial y el poblamiento del Nuevo Mundo pueden resultar imposibles de demostrar, debido a la probable desaparición de las líneas maternas durante los procesos de despoblamiento.

A pesar de que las frecuencias alélicas de varios de los loci génicos presentes en las poblaciones amerindias pueden no ser representativos de los existentes antes de la llegada de los europeos, es fundamental examinar la variación contemporánea para comprender el proceso evolutivo que se ha seguido. La caracterización de una población en base a las frecuencias genéticas de sus marcadores sanguíneos es una muestra grosera del acervo genético completo. Sin embargo, esta caracterización genética a lo largo del tiempo permite cuantificar los cambios evolutivos que sufre una población en ese período.

Exactitud y fiabilidad de las muestras

Teniendo en cuenta los posibles errores de laboratorio y el uso de diferentes técnicas para la caracterización del acervo genético ¿hasta que punto es fiable o exacto el estudio de la evolución humana? La mayor parte de la labor de investigación se lleva a cabo en muestras únicas de la población y las muestras de sangre suelen ser analizadas por un solo laboratorio. La comunidad científica acepta estos resultados a menos que no puedan verificarse en estudios posteriores. Ha habido unos pocos casos en donde se obtuvieron resultados que ofrecían grandes diferencias al comparar los datos procedentes de trabajos de campo para el estudio de la misma población. Normalmente, al seguir los estudios, la información es recogida por diferentes individuos y/o la investigación original había sido comenzada muchos años o décadas antes, dejando abiertas una serie de cuestiones referentes a si ciertas diferencias observadas eran debidas al muestreo, a los cambios evolutivos o a errores metodológicos o del laboratorio.

A lo largo de casi un cuarto de siglo de experiencia en investigación de campo, he encontrado dos casos en donde las caracterizaciones genéticas iniciales no pudieron ser verificadas. El primero se trata de las inusuales series de frecuencias genéticas dadas a conocer por Yuri Rychkov y sus colegas, sobre ciertas poblaciones indígenas de Siberia. Rychkov y Sheremetyeva (1977) encontraron una frecuencia genética

media de FY*A para 38 poblaciones de Siberia de 0,2319. Debido a la elevada frecuencia del alelo FY*A en Siberia, Ferrel *et al.*, 1981 mostraron una «bandera roja de peligro» respecto a las bajas frecuencias descritas por Rychkov y Sheremetyeva. La probabilidad de que estas bajas frecuencias sean debidas a un error de muestreo es menor que uno en 10 elevado a —52 (Ferrel *et al.*, 1981). Yo he sugerido que la razón más probable para la aparición de estas frecuencias tan bajas es un suero con anticuerpos defectuosos (Crawford *et al.*, 1981). Los estudios efectuados por Sukernik y sus colegas no confirmaron los resultados de Rychkov, en particular respecto a los haplotipos RH en las poblaciones de Chokotka. Otra serie de resultados que han dado lugar a cierta confusión, han sido los presentados por Rychkov *et al.* (1969), relacionados con las frecuencias genéticas únicas para las poblaciones altai. Esta distinción genética es debida en parte a la elevada incidencia del segmento cromosómico NS, con una frecuencia que alcanza el 52 por ciento en uno de los poblados tophalar. Al comparar estos resultados con la frecuencia en otras poblaciones siberianas, se descubre que la alta frecuencia de los altai son erróneas. Al mismo tiempo, dos comunidades de Touvan presentan una incidencia especial de CDE, al compararlas con otros grupos de la zona. Las medidas de la microdiferenciación genética entre los distintos grupos de Siberia, basadas en la F_{st} de Wright, revela que si los grupos de Touvan y Tophalar son incluidos en el cálculo, existe una diferenciación genética tan alta como la existente entre todas las poblaciones del mundo. El valor de la F_{st} para los grupos del círculo polar (incluidos los altai) es de 12,2 por ciento. Sin embargo, con excepción de las poblaciones altai, los valores de la F_{st} para el círculo polar parecen tener los mismos valores que los encontrados para las poblaciones distribuidas en regiones geográficas comparables.

Los habitantes de la isla de San Lorenzo fueron muestreados dos veces en un año. La primera de ellas fue en 1977, cuando recibí una ayuda de la National Science Foundation, para investigar los posibles efectos de las barreras reproductivas como podrían ser las distintas lenguas o la divergencia genética de las poblaciones esquimales de la península de Seward. Para llevar a cabo este estudio seleccioné dos poblados yupik de la isla de San Lorenzo (Savoonga y Gambell) y dos comunidades inupik (Wales y King Island). Además de las diferencias en el lenguaje, existían un número de factores históricos que hacían de

la genética de la isla de San Lorenzo un sitio de gran interés. Al año siguiente, William Laughlin obtuvo fondos del NIH para efectuar otro proyecto en la isla de San Lorenzo, en donde se hizo la caracterización de la genética sanguínea de la población. Esta era, pues, una oportunidad única para estudiar los métodos de muestreo y las técnicas de laboratorio en los mismos poblados con una diferencia de un año. Existía aquí, además, la oportunidad para determinar en qué medida la caracterización del acervo genético humano era buena. Las muestras de sangre fueron analizadas por dos laboratorios de reconocido prestigio, uno en el Minneapolis War Memorial Blood y el otro en el Center for Demographic and Population Genetics, del Health Sciences Center de la Universidad de Texas, en Houston. Las inmunoglobulinas fueron tipificadas por otros dos laboratorios, uno en la Cruz Roja Americana, en Washington, D.C. y el otro en el Departamento de Genética Humana de la escuela de Medicina de la Universidad de Michigan. En el caso de las inmunoglobulinas, un miembro de nuestro equipo, Moses Schanfield, había sido alumno de Henry Gershowitz, de la Universidad de Michigan. Por tanto, fueron utilizadas las mismas técnicas desde el punto de vista metodológico.

Cada investigación se centró en aspectos ligeramente diferentes, hecho que afectaba la elección de los marcadores sanguíneos empleados. El grupo de la Universidad de Kansas se hallaba más interesado en la estructura genética de las poblaciones esquimales y en averiguar en qué medida los sucesos históricos específicos y los factores culturales tales como las diversas lenguas, ejercían su efecto sobre las distribuciones genéticas. El grupo de la Universidad de Texas, por su parte, estaba más interesado en las afinidades poblacionales y en la búsqueda de variantes raras, examinando para ello más sistemas proteicos y grupos sanguíneos. Existía una pequeña diferencia en el tamaño de la muestra, 172 frente a 222 muestreados en Savoonga y 81 frente a 73 en Gambell. Así mismo, hubo algunas diferencias en cuanto al almacenamiento y a la preparación de las muestras para enviarlas a los laboratorios. Mientras el grupo de Kansas separó los eritrocitos del suero y empaquetó los componentes sanguíneos separadamente en hielo común, el grupo de Texas transportó sus muestras en nitrógeno líquido.

A pesar de que la mayoría de los resultados por parte de los dos grupos fueron similares, se produjeron un número significativo de diferencias. Ferrel y sus colegas encontraron que la frecuencia de

ABO*A1 en Gambell era de 0,183, mientras que nuestro grupo halló una frecuencia para este mismo alelo de 0,334. Es posible que la aparente diferencia se deba en haber muestreado dos veces más individuos con A1 en nuestro proyecto. Los resultados para Savoonga están más próximos, y las diferencias entre los resultados de cada grupo son insignificantes: para el A1, 0,268 frente a 0,251; para el B, 0,094 frente a 0,103 y para el grupo 0, 0,638 frente a 0,646. Supongo que en la tabla 1 de Farrell *et al.*, el segundo valor para la frecuencia del grupo B es en realidad la frecuencia del 0. Existen al menos ocho errores de imprenta o errores de cálculo dentro de esa tabla 1 que requieren una interpretación, incluyendo una frecuencia de NS de 0,619 en vez de 0,062 y una frecuencia de ESD*1 de 0,068 en lugar de 0,932. Otra diferencia importante entre los dos estudios se refiere al locus Diego. Nosotros no logramos detectar ninguna reacción DI*A para las dos comunidades, mientras que Farrel y sus colegas encontraron 14 individuos que eran DiA+. Esta diferencia puede deberse al modo en que se efectuó el envío de las muestras, que puede haber afectado a la reacción de Diego. Además, aunque los dos grupos utilizaron los mismos cinco antisueros para el sistema RH, Ferrell estimó el RH*Ro como 12,3 por ciento en Savoonga, mientras que nuestro grupo no logró detectar ningún fenotipo Ro.

Los resultados de las pruebas de inmunoglobulinas fueron parecidos con unas frecuencias que a menudo se diferenciaban sólo en los segundos decimales. No obstante existe una diferencia importante, mientras nuestro grupo describió la presencia de una familia de Savoonga con GM*A, Z- (GM*A-), para Ferrell y sus colegas constituye el haplotipo GM*AZB. Este posible entrecruzamiento desigual fue identificado debido a la disponibilidad de información genealógica sólida (Schanfield *et al.*, 1990).

Esta comparación de dos equipos diferentes que caracterizan genéticamente la misma población y con un año de diferencia, revela que incluso bajo condiciones óptimas se encontrarán diferencias en las frecuencias génicas y en la detección de algunos alelos específicos. A diferencia de la Antropología Cultural, donde los resultados de los diferentes investigadores sobre una misma comunidad a menudo guardan poco parecido entre sí (por ejemplo, las controversias entre Mead y Freeman sobre el crecimiento en Samoa), las diferencias en las frecuencias genéticas son relativamente pequeñas y suponen un escaso efecto

sobre las medidas de las afinidades entre poblaciones. Los dos análisis, uno basado en dendrogramas y el otro en matrices de tipo R, ponen de manifiesto que las poblaciones de la isla de San Lorenzo se agrupan de modo muy próximo, y muestran una estrecha afinidad con otras poblaciones de grupos esquimales siberianos. No debería inferirse de lo anterior que se intenta eliminar las diferencias existentes. Creo que es necesario un mayor rigor en los métodos de muestreo y en la labor de laboratorio. La mejor solución para lograr la exactitud en el laboratorio es (si los fondos lo permiten) enviar duplicados de las muestras de sangre a dos laboratorios diferentes. Aunque se intenten seguir técnicas de muestreo al azar, es difícil imponer estos esquemas, ya que los individuos en toda investigación humana tienen derecho a rechazar su participación en los proyectos y, con frecuencia, diseños de muestreo elegantes se estropean y se convierten en muestras de «¡pilla lo que puedas!».

El resto de este capítulo resume la variación genética observada en las poblaciones del Nuevo Mundo respecto a los marcadores sanguíneos. Debido a las restricciones en cuanto al número de páginas de este libro, no pueden resumirse las distribuciones de frecuencias de las poblaciones del Nuevo Mundo población por población, locus por locus. Por ello, intentaré por todos los medios resaltar los patrones que poseen mayor interés desde el punto de vista evolutivo y/o que son propios del poblamiento del Nuevo Mundo.

Marcadores amerindios y siberianos

William Boyd (1956) creía que los amerindios en conjunto eran distintos de otras poblaciones continentales importantes respecto a sus frecuencias en los grupos sanguíneos. Así, propuso una raza de indios americanos única desde el punto de vista serológico, uno entre siete grupos principales. En el libro «Biomedical Challenges Presented by the American Indian» (1968), Miguel Layrisse resume los patrones de frecuencias distintivos de las poblaciones amerindias (véase tabla 13).

En los últimos veinte años las diversas innovaciones en genética bioquímica y en serología han dado lugar a una plétora de marcadores genéticos de la sangre que pueden ser utilizados para evaluar las afinidades y los movimientos poblacionales. Desde la compilación efectua-

Tabla 13. Frecuencias de los marcadores de los grupos sanguíneos en las poblaciones del Nuevo Mundo. Se emplea el sistema de notación del ISGN (1987) para la descripción de los alelos (de Layrisse, 1968)

Marcadores de elevada frecuencia	Baja frecuencia o ausencia
ABO*O	ABO*A2
MN*M	ABO*B
RH*R1	RH*RO
FY*A	LU*A
DI*A	K*K
ABH*SE	LE*A
	Hemoglobina anormal

da en 1968 por Layrisse se han identificado un buen número de marcadores genéticos por medio de la electroforesis, el enfoque isoeléctrico y técnicas inmunológicas. Los dos marcadores genéticos que otorgan una mayor información son las inmunoglobulinas (Gms y Kms) y el antígeno de leucocito humano (sistema HLA). En la tabla 14 se enumeran los nuevos marcadores que distinguen a las poblaciones amerindias.

Tabla 14. Nuevos marcadores genéticos que distinguen a las poblaciones del Nuevo Mundo

Elevada frecuencia	Baja frecuencia o ausencia
HLA*A2, HLA*A9, HLA*W28	HLA*A1, HLA*A3, HLA*A10, HLA*A11
HLA*BW15, HLA*BW16, HLA*BW40	HLA*B29, HLA*B18
GM*AG, GM*AT	GM*FB, GM*AFB
GC*1S, GC*IGL	BF*F
GC*CHIP	GC
ALB*MES, ALB*NASK	
TF*DCHI, TF*BO-1	
CHE1*S, CHE*2+	

De acuerdo con Lampl y Blumberg (1979), en el sistema de histocompatibilidad humano, el alelo HLA*A2 posee sus frecuencias más elevadas entre los amerindios. Además, los alelos HLA*A9, HLA*W28 y HLA*W31 son comunes. Bodmer y Bodmer (1974) señalan la ausencia de HLA*A1, HLA*A3, HLA*A10, HLA*A11 y HLA*W29 en las poblaciones amerindias. Las poblaciones de América del Sur y de

América del Norte pueden distinguirse en cuanto que los alelos HLA*AW31 y HLA*W15 aparecen en frencuencias elevadas en los grupos indios de Sudamérica, mientras que el HLA*W28, el HLA*A9 y el HLA*W5 son marcadores propios de América del Norte y América Central.

Las poblaciones de Asia se caracterizan por unas frecuencias elevadas de HLA*A2 y HLA*A9, de HLA*BW15, HLA*BW22 y HLA*BW40. Otros genes, como el HLA*AW31 y el HLA*AW32 y el HLA*B14 y el HLA*BW21 no aparecen en las poblaciones asiáticas. A pesar de que los amerindios comparten cierto número de haplotipos con los grupos asiáticos, hecho que corrobora su antecesor asiático, hay algunos haplotipos que sólo existen en cada grupo por separado. Hasta la fecha, hay una falta de información de haplotipos de HLA para comparar, procedentes de las poblaciones indígenas de Siberia.

En contraste con el sistema HLA, se dispone de una gran cantidad de información sobre la distribución de los haplotipos de inmunoglobulina en todo el mundo. Las poblaciones del Nuevo Mundo comparten con Asia las más altas frecuencias de GM*AG del planeta, variando en Siberia entre un 35 y un 86 por ciento, y presentándose más a menudo en los amerindios y esquimales. Si bien el GM*AT constituye el haplotipo más frecuente entre los chukchi, los indios que hablan el athapasko y los esquimales, es casi inexistente y a menudo ausente en los grupos indios meso y sudamericanos. Además, el GM*AT se mantiene con frecuencias altas o moderadas en todas las poblaciones de Siberia y de la zona ártica de América que han sido analizadas hasta la fecha (Sukernik y Osipova, 1982).

Sukernik y Osipova (1982) mantienen que los patrones de distribución de los haplotipos de inmunoglobulinas de las poblaciones de Siberia y de Nuevo Mundo apoya la conclusión de Szathmary de que los esquimales, los pastores chukchi y los indios athapaskos han formado un continuo a lo largo del puente de tierra, aunque separados de otros grupos que se habían extendido por el Nuevo Mundo durante la edad de hielo. Esta conclusión está apoyada también por un aumento gradual observado en el alelo KM*1 desde Siberia, a través del estrecho de Bering y ya en el continente americano, en Norteamérica.

Entre los diferentes sistemas genéticos que pueden ser utilizados para establecer las afinidades poblacionales entre los grupos siberianos y del Nuevo Mundo, además de los mencionados, se encuentran: el

componente específico de grupo (Gc), pseudocolinesterasa del suero (CHE1 y CHE2), el factor B properdina (BF), las transferrinas (TF) y la albúmina (ALB). El componente específico de grupo proporciona un cierto número de alelos marcadores tales como el GC*IGL en las poblaciones esquimales y el GC*CHIP en los amerindios. El Nuevo Mundo puede distinguirse de todas las demás regiones del planeta por la alta incidencia del alelo GC*1S hallada por enfoque isoeléctrico, y la baja frecuencia del GC*2. El factor properdina presenta una baja frecuencia del alelo BF*F y una alta frecuencia del BF*S tanto en los grupos asiáticos como en los amerindios. Además de estos productos génicos los polimorfismos de fragmentos de restricción de ADN y las secuencias tanto de ADN mitocondrial como el nuclear están originando una discriminación más fina entre las poblaciones, así como a niveles de individuo.

Marcadores tradicionales de la sangre

Grupos sanguíneos

AB0

El sistema de los grupos sanguíneos AB0 fue el primer marcador genético identificado en las poblaciones humanas por Landsteiner (1900), quien describió tres de los tipos más comunes de sangre, A, B y 0, mientras que el cuarto fenotipo, el AB, fue identificado por Decastello y Sturli (1902). Bernstein (1924), demostró que los cuatro fenotipos corrientes del sistema AB0 eran el resultado de la codificación de tres alelos, el A, el B y el 0. Estudios bioquímicos posteriores indicaron que el antígeno del grupo es un producto génico secundario compuesto por una serie de mucopolisacáridos. De acuerdo con Roychoudhury y Nei (1988), el locus que controla el sistema AB0 está situado en el brazo largo del cromosoma 9 (9q34).

Los primeros genéticos y antropólogos físicos suponían que el alelo A y el alelo B del sistema AB0 fueron introducidos en el continente americano por un flujo genético procedente de Europa (Coca y Diebert, 1923). Se sugería que los amerindios se habían separado de las demás poblaciones humanas con anterioridad a la evolución de los

antígenos A y B. Esta hipótesis se basaba en parte en la ausencia tanto del alelo AB0*A como del AB0*B en poblaciones indias sudamericanas recién halladas procedentes de la selva tropical. Esta suposición hizo que algunos investigadores midiesen el grado de mestizaje de las poblaciones indias mesoamericanas basándose en la frecuencia de estos alelos (por ejemplo, Matson, 1970). Sin embargo, Matson y Schrader (1933) encontraron en las praderas del norte, en Estados Unidos, que los blackfoots y los indios blood presentaban elevadas frecuencias del grupo A. Esta evidencia acabó con la idea de que los alelos A y B fueron llevados a Norteamérica por los europeos.

Existe actualmente un consenso generalizado entre la comunidad científica sobre que la identidad de los pobladores de América, a partir de pruebas genéticas, morfológicas y de situación geográfica, correspondía a cazadores-recolectores siberianos. Obviamente, estos emigrantes trajeron sus genes entre su equipaje. Existen dos fuentes de información principales para probar las diferentes hipótesis acerca de la presencia o ausencia de los antígenos A y B en las poblaciones del Nuevo Mundo, antes de la llegada de los europeos. 1) La primera fuente de información se refiere a la distribución contemporánea de los marcadores de los grupos sanguíneos. La distribución de estos grupos sanguíneos es una indicación de su presencia en las poblaciones fundadoras. Todas las poblaciones siberianas son, en alto grado, polimórficas respecto al locus AB0, con una frecuencia media del alelo AB0*A1 (subtipo del grupo A) de casi 20 por ciento en los pastores chukchi de la península de Chokotka y de 14 por ciento en los esquimales siberianos (Sukernik *et al.*, 1981). Tanto el alelo AB0*A como el AB0*B son relativamente comunes en los grupos samoyedos, con frecuencias del 12 por ciento para el AB0*A1 en los forest nentsi y de más del 20 por ciento entre los nganasan de la península de Tamyr (Karaphet *et al.*, 1981; Sukernik *et al.*, 1981). De modo similar, el alelo AB0*B se presenta con una frecuencia del 23 por ciento en los nentsi y de 18 por ciento en las poblaciones esquimales siberianas. Si se asume que las frecuencias genéticas observadas en las poblaciones siberianas actuales se aproximan a las de los grupos fundadores que poblaron el continente americano, uno de cada cinco antecesores siberianos habría traído un gen AB0*Al, y alrededor de uno de cada cinco habría traído el alelo AB0*B. Dependiendo del tamaño poblacional real de los grupos que atravesaron el estrecho de Bering, se requeriría una con-

siderable deriva genética para «librarse» de estos dos alelos para cuando los amerindios alcanzaron América del Sur. Si las poblaciones eran más grandes, entonces se puede invocar a la selección natural como causa de la pérdida de los genes. 2) El segundo tipo de información procede de la clasificación de los grupos sanguíneos de tejidos momificados procedentes de América del Sur. Llop y Rothhammer (1988) han analizado 54 momias procedentes del norte de Chile para verificar la presencia o ausencia de los antígenos A y B, demostrando, al menos, la presencia del gen AB0*A en las poblaciones precolombinas. El tipo sanguíneo de los materiales óseos o momificados ha sido objeto de críticas ya que Thieme y Otten (1957) han demostrado que la bacteria *Clostridium tertium* (que se localiza en los suelos) puede descomponer el antígeno A y producir falsos negativos. Así, Llop y Rothhammer encontraron esporas de Clostridium en las ocho momias que carecían de determinantes antigénicos AB0. Otros investigadores han encontrado pruebas de la presencia de los alelos AB0*A y AB0*B en poblaciones prehistóricas de Sudamérica (Allison *et al.*, 1978; Boyd y Boyd, 1937).

Distribución geográfica

Los alelos A y B se hallan distribuidos tanto en las poblaciones siberianas como en los esquimales a ambos lados del estrecho de Bering. El alelo AB0*B se concentra, dentro de las poblaciones esquimales, principalmente en Alaska y en Angmagssalik, al este de Groenlandia, con frecuencias que alcanzan el 18 por ciento en Point Barrow y en algunos grupos siberianos. Sin embargo, la mayoría de las tribus indias de América del Norte presentan únicamente los alelos AB0*A y AB0*0, con frecuencias bajas detectadas ocasionalmente de AB0*B, explicadas normalmente por el cruzamiento con poblaciones europeas y africanas (Mourant *et al.*, 1976). Al sur de la frontera mexicana, tanto el alelo AB0*A como el alelo AB0*B aparecen rara vez, y la presencia de sus genes ha sido explicada por el contacto con los europeos. Algunas tribus del Amazonas carecen totalmente de ambos antígenos, poseyendo el alelo AB0*0 fijado en su acervo genético. No obstante, hay poblaciones andinas (que no han tenido contactos con los europeos) que poseen tanto el AB0*A como el AB0*B. A juzgar por las recientes pruebas procedentes de tejidos momificados precolombinos,

es probable que tanto el alelo A como el B hayan penetrado en América a través del estrecho de Bering y se haya perdido en algunas poblaciones debido al efecto fundador y a la posible selección natural. En América Central, tanto el AB0*A como el AB0*B se hallan presentes en la mayoría de las poblaciones, pero en frecuencias relativamente bajas. En las 12 tribus indias de México muestreadas para determinar sus grupos sanguíneos, Córdova *et al.* (1967) observaron una variación para el grupo A y el B desde el 0 hasta más del 5 por ciento. Desgraciadamente, las muestras eran de pequeño tamaño (por ejemplo, los chinantecas estaban representados únicamente por 21 genomas). Los indios tarahumara, del norte de México carecían totalmente del alelo AB0*B (Rodríguez *et al.*, 1963). Matson (1970) recogió las frecuencias genéticas de los grupos sanguíneos de un gran número de poblaciones mesoamericanas, al tiempo que calculó el grado de mestizaje para estos grupos, empleando la fórmula de Bernstein y las frecuencias combinadas de los alelos A y B como indicadores de la mezcla procedente del exterior, afirmando que (Matson, 1970: 109): «...Estos valores altos sugieren la existencia de un elevado grado de pureza racial» (puntualizaciones efectuadas por mí). Estos comentarios sugieren un enfoque genético tipológico del concepto de raza.

En aquellas poblaciones esquimales y amerindias que presentan el alelo AB0*A, los subtipos dan cuenta de una presencia predominante del tipo AB0*A1. Newman (1960) propone que el alelo AB0*A1 es originario del Nuevo Mundo, debido a su elevada frecuencia en la región noroeste de América del Norte, especialmente en los indios blackfoot y blood. El alelo AB0*A posee una frecuencia de un 0,45 en estos grupos, y las clinas se habrían radiado hacia el resto del continente de un modo acusado. Alice Brues, en su artículo de 1962, propone que la mayoría de los indios podrían haber poseído el alelo AB0*A, y haberlo perdido por fijación debido a su baja frecuencia en las poblaciones fundadoras. Una simulación por ordenador ha confirmado esta posibilidad, en particular para una pequeña población india de la selva tropical de la zona este de América del Sur. La pérdida de genes por medio de la fijación es una explicación más parsimoniosa que el recibirlos por medio de la migración. Existen evidencias para la fijación de éste y de otros alelos en los xavante, en los yanomama y en otros grupos pequeños. A menudo se «culpa» a los europeos de haber introducido el AB0*A2 en las poblaciones amerindias y siberianas.

Rhesus (RH)

El sistema sanguíneo Rhesus fue detectado por primera vez por Landsteiner y Weiner (1940), cuando inyectaron células de mono Rhesus en conejillos de indias, produciendo anticuerpos que aglutinaron algunas células de la sangre. Ha existido una considerable controversia acerca del número de loci que se encuentran relacionados en la regulación de la acción génica del sistema Rhesus. En un primer momento, Weiner supuso que los diversos fenotipos RH eran el resultado de un único locus con alelos múltiples, tales como el R, R1, R2, R0. Sin embargo, después de analizar la transmisión de los fenotipos RH, Ronald Fisher sugirió que la explicación más parsimoniosa de la variación observada era que existían tres loci estrechamente unidos, CDE, cada uno con tres alelos comunes. Los datos que señalan una deleción cromosómica en las poblaciones tlaxcaltecas revelaron que esta última hipótesis era la que poseía mayor probabilidad de resultar correcta, y que la secuencia más probable de los loci en el cromosoma uno no era CDE, sino ECD (Turner *et al.*, 1975). Esta investigación verificó asimismo la localización del sistema RH en el brazo corto del cromosoma uno (1p36.2-p34).

Existe una variación considerable en el loci Rhesus tanto en las poblaciones de Siberia como en las de América. Una parte de esta variación se debe al hecho de haber estudiado poblaciones de bajo número de habitantes, a haber recogido unas muestras muy pequeñas, al uso de diferentes tipos de antisuero y al cruzamiento con europeos y africanos.

Siberia puede caracterizarse como poseedora de una elevada frecuencia del RH*R2 (cDE) y RH*R1 (CDe), y por una frecuencia escasa de RH*R (cde). Así mismo, algunos grupos siberianos poseen una frecuencia relativamente alta de RH*R0 (cDe), considerada normalmente como un marcador africano. El RH*R2 varía desde una media del 22 por ciento entre las subdivisiones chukchi hasta casi un 60 por ciento en los nganasan de la península de Tamyr. Este haplotipo aparece en proporciones de 0,446 en los nentsi (samoyedos), entre un 0,21 y 0,26 en los chelkanios, y alcanza un mínimo de 0,097 en un pueblo esquimal. El haplotipo RH*R2 se presenta con frecuencias elevadas en las subdivisiones de los chukchi de Chokotka, con una variación que va desde el 0,66 al 0,72. Los chelkanios y los kumandinos muestran una

variación escasa de CDe, entre 0,50 y 0,55. El haplotipo RH*R0 parece presentarse comúnmente en las regiones del sur de Siberia, con frecuencias que van desde un 11 por ciento en los yakutos a un 66 por ciento en los tophalares (Rychkov *et al.*, 1969). Sin embargo, no ha habido otros estudios que verifiquen una elevada presencia de RH*R0 para los grupos altai.

Los esquimales del Nuevo Mundo presentan una frecuencia elevada de RH*R2 (tal como lo hacen un número de grupos de Siberia), con frecuencias que sobrepasan el 50 por ciento en algunos esquimales de Alaska y Canadá. Los dos poblados esquimales de la isla de San Lorenzo presentan unas frecuencias de RH*R2 de 0,45 y 0,37 (Crawford *et al.*, 1981). El haplotipo RH*R0 se halla o bien ausente o en bajas frecuencias en los grupos esquimales antes de cruzarse con las poblaciones europeas.

Las poblaciones amerindias del continente americano poseen haplotipos del grupo Rhesus similares a los encontrados en los grupos siberianos y esquimales. Los complejos génicos RH*R1 y RH*R2 son comunes en las poblaciones nativas, con unas frecuencias superiores al 50 por ciento. Por ejemplo, entre los cherokee, los creek y los choctaw de Oklahoma, el alelo R1 aparece entre un 42 y un 57 por ciento, mientras que el R2 aparece entre un 25 y un 38 por ciento (Kasprisin *et al.*, 1987). El haplotipo RH*RZ se encuentra normalmente en bajas frecuencias, aproximadamente del 1 al 5 por ciento en las diferentes tribus de América. A juzgar por la baja aparición y por su distribución intermitente, es probable que el RH*R0 haya sido introducido en el Nuevo Mundo por los europeos y africanos (Mourant *et al.*, 1976). Existe una considerable variación a lo largo del continente americano en relación a las frecuencias de los haplotipos comunes RH, especialmente en subdivisiones poblacionales aisladas de América del Sur. Por ejemplo, Neel *et al.* (1977) encontraron en los 11 poblados de las tribus wapishana, que el haplotipo RZ aparece con frecuencias del 0 al 17 por ciento, y que el R2 varía desde un 12 hasta un 46 por ciento en una sola tribu. El alelo RZ varía en las poblaciones mexicanas de amerindios desde un 0,009 para los cora hasta un 0,136 para los indios mixe (Córdova *et al.*, 1967). En suma, los marcadores genéticos del grupo Rhesus observados en América poseen frecuencias similares a las halladas en Siberia. La única ambigüedad se refiere al haplotipo RH*R0, ya que su presencia en el Nuevo Mundo ha sido siempre atri-

buida a un cruzamiento con africanos (Mourant *et al.*, 1976) y, sin embargo, aparece en Siberia con frecuencias relativamente altas y con una ausencia de flujo genético procedente de África. Si este haplotipo procede de Siberia y fue llevado a América a través del estrecho de Bering, entonces algunas de las medidas del cruzamiento con poblaciones africanas basadas en el RH*R0 suponen una sobreestimación.

MNSs

El sistema MN fue descrito por primera vez en 1927, por Lansteiner y Levine, quienes habían inmunizado conejos con diferentes eritrocitos humanos para identificar los anticuerpos que reaccionaban en los individuos con idénticos fenotipos AB0. Walsh y Montgomery (1947) encontraron un anticuerpo que fue llamado S. Posteriormente, Sanger y Race (1951) demostraron que el alelo S pertenecía al sistema MNSs y que el locus M se encontraba estrechamente unido al locus S. El sistema se encuentra situado en el brazo largo del cromosoma 4 (4q28-q31).

El sistema MNS y su distribución geográfica es a menudo descrita de forma dividida, en relación a cada locus, esto es, las frecuencias de los alelos M y N se consideran aparte de los alelos S y s. Respecto a los alelos M y N, la frecuencia más elevada del gen M aparece en las poblaciones amerindias y esquimales. Los scarcee de Canadá y los naskapi del este de los Estados Unidos poseen unas frecuencias de M superiores al 90 por ciento (Mourant *et al.*, 1976). Las poblaciones siberianas que hablan las lenguas samoyedas poseen las frecuencias de M más bajas en Siberia, como los nganasan que poseen entre un 0,22 y 0,34; los pastores de renos chukchi, 0,42 y los nentsi, un 0,50. Los chelkanstii y los kumandintsii (pertenecientes a los altai) presentan las frecuencias más elevadas de M, entre 0,72 y 0,8. Los esquimales soviéticos de Siryeniki (0,57) y Chaplino (0,59) poseen frecuencias intermedias. En algunas poblaciones de Siberia (nentsi, chukchi, nganasan y esquimales) el alelo s se halla ligado más a menudo con el M que con el S. Las poblaciones siberianas recuerdan también a las amerindias en la elevada frecuencia de Ns. Al efectuar una comparación entre los esquimales siberianos (que hablan yupik) y los esquimales que hablan inupik, se observa una frecuencia más alta del alelo M en el grupo inu-

pik. Por ejemplo, Wales y King Island poseen frecuencias para el M de 0,86 y 0,73 frente a 0,58 y 0,46 para Savoonga y Gambell, respectivamente. Parece existir una división en la elevada frecuencia de los alelos M desde Wales, en Alaska, hasta Groenlandia, a las poblaciones yupik siberianas, con frecuencias más bajas. Esta elevada frecuencia del alelo Ms en los esquimales del Nuevo Mundo es comparable a la baja incidencia que muestran para el Ns. El alelo Ns es el que se presenta con menos frecuencia del sistema MNS en los indios de América del Norte, con unos valores que van desde el 0 hasta el 17 por ciento. Las frecuencias más elevadas para el Ns aparecen en los ojibwa, al norte del Ontario (17 por ciento) y en los blackfoots de Alberta (16 por ciento).

El alelo M es corriente en todo el continente americano, con unas frecuencias que alcanzan el 90 por ciento en ciertas regiones del Ecuador y Perú. Sin embargo, existe una variación considerable de frecuencias en todo el Nuevo Mundo, con unas pocas clinas o estructura aparente bien definida en base al sistema MNS. De acuerdo con Kasprisin *et al.* (1987), los amerindios de Oklahoma, como los cherokee, creek y choctaw, presentan altas frecuencias de M (71 a 81 por ciento), encontrando ligados en más ocasiones al M con el s, y no con el S. En las poblaciones amerindias mexicanas, el alelo M varía con márgenes relativamente estrechos, de un 68 a un 90 por ciento. Se dispone de pocos datos acerca de los haplotipos de MNSs en México, sabiéndose que para San Pablo del Monte, en el estado de Tlaxcala, las frecuencias son de 37,6 por ciento para el MS, 40,6 por ciento para el Ms, 7,1 por ciento para el NS y 14,7 por ciento para el Ns (Crawford *et al.*, 1974).

Diego

El sistema Diego, con su anticuerpo, anti-DIA, fue identificado en 1955 por Layrisse y sus colegas, en una familia con anemia hemolítica. Se encontró que el antígeno era poco frecuente en familias de origen europeo, pero bastante común en los indios de América del Sur. Investigaciones posteriores revelaron que este antígeno se hallaba presente en asiáticos, así como en otras poblaciones amerindias. Thompson *et al.* (1967) identificaron un segundo anticuerpo, el anti-B, demostrando la existencia de dos alelos, DI*A y DI*B.

El alelo Diego DI*A ha sido utilizado como marcador genético para las poblaciones asiáticas y amerindias. En Siberia, este alelo aparece en proporciones bajas entre los nganasan (Karaphet *et al.*, 1981). Los pastores chukchi y los esquimales de Siberia presentan este alelo con unos porcentajes que oscilan entre el 2 y el 4 por ciento. Los esquimales continentales de América del Norte, parece que no poseen este alelo, si bien Ferrell lo ha encontrado en bajas proporciones en la isla de San Lorenzo. De acuerdo con Mourant *et al.* (1976) los esquimales difieren de los amerindios y de los siberianos en la ausencia total del alelo DI*A.

El gen A del sistema Diego se halla presente en la mayoría de las poblaciones amerindias, pero con unas frecuencias menores de las encontradas en las poblaciones del este asiático. La presencia de este alelo varía entre el 2 y el 6 por ciento en América del Norte, con ligeras variaciones regionales. Por ejemplo, las tribus de Oklahoma, cherokee, creek y choctaw, presentan el rango medio de variación de los Estados Unidos. Las poblaciones nativas de México presentan una variación para el alelo DI*A que va desde un 1 por ciento entre los tarahumaras (Rodríguez *et al.*, 1963) hasta un máximo de 22,7 por ciento en los huichol (Córdova *et al.*, 1967). Sospecho que las elevadas frecuencias para el alelo DI*A encontradas en los huichol es un artefacto del muestreo, ya que se tomaron únicamente a 72 individuos para representar a una población completa. Las tribus de América del Sur, como los wapishana y macushi, presentan frecuencias más elevadas del alelo DI*A, variando entre un 8 y un 29 por ciento, en sus diversos poblados.

Duffy

El sistema sanguíneo Duffy fue hallado por primera vez por Cutbush *et al.*, (1950), quienes hallaron un anticuerpo en el suero de un individuo (llamado Duffy) que había recibido un gran número de transfusiones ya que padecía hemofilia. A este antígeno se le dio el nombre de FYA. Otro alelo del sistema fue detectado por Ikin *et al.* (1951), quienes le dieron el nombre de FY*B. Muy poco tiempo después, Sanger *et al.* (1955) demostraron que la mayoría de los africanos no reaccionaban con ninguno de los alelos, llamando a este nuevo gen

FY (sin sufijo). En cuanto a su localización, el alelo FY*A aparece en las poblaciones europeas con frecuencias que están entre un 40 y 50 por ciento, encontrándose, en general, frecuencias más elevadas en los grupos asiáticos y las más altas en los aborígenes australianos (Mourant *et al.*, 1976).

Con pocas excepciones, las poblaciones de Asia, Siberia y amerindias poseen una mayor frecuencia del alelo FY*A que del FY*B. Según Rychkov y Sheremetyeva (1977), la frecuencia media del gen FY*A para 38 poblaciones siberianas es de 0,232. Sin embargo, sus resultados no han podido ser verificados por otros investigadores, incluso en las mismas poblaciones. Ferrell *et al.* (1981) manifiestan que la probabilidad de obtener los resultados publicados por Rychkov y Sheremetyeva es menor de uno entre 10^{-52}. La explicación más probable para estos resultados anómalos es que el antisuero de Duffy era defectuoso (Crawford *et al.*, 1981). En Siberia, el alelo FY*A varía entre 0,95 y 0,96 en los pastores chukchi y en los esquimales siberianos, hasta alrededor del 60 por ciento en los chelkanios y kumandinos (Sukernik *et al.*, 1977). Las poblaciones esquimales de Alaska presentan el alelo FY*A entre un 85 y un 100 por ciento (Crawford *et al.*, 1981).

En las poblaciones indias de América del Norte, el alelo FY*A se halla en unos porcentajes que van desde el 50 hasta el 80 por ciento, en poblaciones con tamaños grandes de muestras. Las tribus de Oklahoma poseen entre el 57 y el 62 por ciento de FY*A (Kasrisin *et al.*, 1987). Las tribus del sudoeste de los Estados Unidos, como los maricopa, pima, papago y zuñí, presentan una gama relativamente estrecha de variabilidad para el locus Duffy, entre 0,71 y 0,82 (Workman *et al.*, 1974). Los amerindios del sur muestran, por el contrario, una variación considerable. Algunos estudios afirman que existen frecuencias de FY*A menores del 50 por ciento (Post *et al.*, 1968). Sin embargo, se han encontrado frecuencias de hasta 0,916 y 0,919 para los trio y wajana de Surinam (Geerdink *et al.*, 1974).

Kidd (JK)

El sistema Kidd, descubierto por Alle *et al.* (1951), se localiza en el brazo corto del cromosoma 2 [2p(I)]. Se encontró un anticuerpo en el suero de la señora Kidd, cuyo hijo padecía anemia hemolítica. Se

trata de un sistema muy polimórfico, con unas frecuencias del alelo JK*A en el mundo que varían desde el 0,315 en los guaymi de Costa Rica (Barrantes *et al.*, 1982) y el 0,946 en los khoi/hotentotes (Jenkins, 1972). El alelo JK*A aparece en sus frecuencias más altas en los grupos africanos (alrededor del 75 por ciento), más bajas en las poblaciones europeas (alrededor del 50 por ciento) y presenta los mínimos en las poblaciones asiáticas (un 30 por ciento).

El sistema JK varía mucho entre las poblaciones del Nuevo Mundo, con unas frecuencias que pueden alcanzar tasas de hasta 0,796 en los esquimales de Savoonga, de la isla de San Lorenzo (Crawford, *et al.*, 1981) y tan bajas como las de los guaymi (0,135). No parece existir un patrón bien definido en la distribución geográfica del alelo JK*A en las poblaciones nativas de América. Mourant *et al.* (1976) mantienen que el gen JK*A varía ampliamente con promedios del 45 al 50 por ciento en amerindios y esquimales. En México, el alelo JK*A cae fuera de los promedios proporcionados por Mourant, con frecuencias del 0,36 a 0,37 en el estado de Tlaxcala (Crawford *et al.*, 1974). De igual modo, este alelo aparece con frecuencias relativamente bajas entre los indios papago, 0,360 y los pima, 0,359 (Niswander *et al.*, 1970).

Los únicos datos publicados sobre las frecuencias del locus Kidd para las poblaciones indígenas siberianas, sugieren que existe una variación considerable. A pesar de que las frecuencias medias de dos tribus (pastores chukchi y forest nentsi) son similares (0,54 y 0,41), existe una considerable variación intra-tribal. En particular, los forest nentsi presenta entre el 26 y un 56 por ciento, mientras que los chukchi entre el 47 y un 69 por ciento. Estas son subdivisiones pequeñas de las poblaciones, por lo que son más susceptibles a las fluctuaciones estocásticas. Los nganasan de Tamyr exhiben las frecuencias más altas del alelo JK*A, con un 83 por ciento. Sin embargo, el tamaño de la población es pequeño, lo cual puede ser la razón para la excepcional frecuencia elevada al compararlo con otros grupos que hablan la lengua samoyeda (Sukernik *et al.*, 1978).

Sistema sanguíneo P

El grupo sanguíneo P fue descubierto por Landsteiner y Levine en 1927. El suero procedente de conejos inmunizados con células huma-

nas aglutinaba a algunas muestras de sangre incluso cuando se mantenían constantes los tipos AB0 y MN. Estos anticuerpos fueron denominados inicialmente P+ y P–, y sus fenotipos P1 y P2. Landsteiner y Levine demostraron posteriormente que el antígeno P1 se heredaba como alelo dominante y que el sistema era polimórfico (Landsteiner y Levine, 1930). El locus P parece hallarse situado en el cromosoma 6 (Roychoudhury y Nei, 1988).

El locus P parece ser muy polimórfico en las poblaciones siberianas, con frencuencias del alelo P*P1 que varían entre el 20 por ciento (en los esquimales de New Chaplino) y el 42 por ciento (en los chukchi de Chokotka). Este sistema parece ser especialmente útil para distinguir a los chukchi de los esquimales de Chokotka. Los esquimales del lado de Alaska presentan, así mismo, una frecuencia relativamente baja de P*P1, donde los esquimales inupik poseen las inferiores, con un 9 por ciento en Wainwright (Corcoran *et al.*, 1959), 8 por ciento en Wales y 17 por ciento en King Island (Crawford *et al.*, 1981) y el 19,7 por ciento en los thule de Groenlandia (Gurtler, 1971). Los esquimales yupik presentan unas frecuencias ligeramente superiores del alelo P*P1, con un 21 por ciento en la isla de San Lorenzo. Las poblaciones amerindias exhiben unas frecuencias mayores, entre el 30 y el 40 por ciento. Existen algunas excepciones, como por ejemplo, los indios ojiwa, que poseen una frecuencia de P*P1 del 76 por ciento, mientras que los dogrib de los territorios del noroeste de los Estados Unidos poseen una frecuencia del 18 por ciento (Szathmary *et al.*, 1975 y Szathmary, 1983). Las razones para tales diferencias deberían ser analizadas.

Otros grupos sanguíneos

Existe un gran número de sistemas sanguíneos y familias antigénicas en las poblaciones humanas, distintos de los presentados hasta ahora. Entre estos están: Colton, Dombrock, Gerbich, Henshaw, Kidd, Kell, Lewis, Lutheran, Miltenberger, Scianna, Stoltzfus, Sutter, Vel y XG. Algunos de estos sistemas son específicos de un grupo étnico, como el Henshaw y el Vel, mientras que otros aparecen con frecuencias bajas, a menudo restringido a familias o comunidades específicas.

Algunos de estos sistemas no ofrecen ninguna información de interés, debido a la baja frecuencia de uno de los alelos.

Me referiré brevemente a una serie de sistemas polimórficos que no han sido estudiados suficientemente en las poblaciones del Nuevo Mundo o de Siberia. A pesar de que el sistema Kell (K) ha sido ampliamente estudiado, no parece ser especialmente informativo en las poblaciones del Nuevo Mundo. El alelo K*k se presenta en un estrecho margen dentro de América, desde un 100 a un 94 por ciento. La mayor parte de los grupos amerindios y esquimales no presentan el alelo K*k (Roychoudhury y Nei, 1988). Así, este alelo se halla ausente en los papago, maricopa, tlaxcalteca, yaqui, tarahumara, chontal, totonac, zapoteca, mixteca y nahua, por nombrar unas pocas poblaciones del sudoeste de los Estados Unidos y de México. El sistema Lewis (LE), aunque muy polimórfico, ha sido estudiado en pocos grupos amerindios y siberianos. Parece ser un marcador prometedor para los grupos indios de América del Sur, donde el alelo LE*LE fluctúa entre 0,52 y 0,20. El sistema Sutter (JS*A) fue descubierto por Giblett (1958) y se trata de un marcador excelente en las poblaciones de origen africano. Sin embargo, este sistema parece ser de uso limitado en las poblaciones amerindias, en donde sólo se ha estudiado la frecuencia del alelo JS*A en los aymara (0,011) por Ferrell *et al.* (1978). El único grupo sanguíneo ligado al sexo, el XG*A, aparece en frecuencias altas entre los escasos grupos amerindios analizados hasta la fecha. Dewey y Mann (1967) encontraron que el alelo XG*A aparece en un 91 por ciento en los indios zuñí, en un 85 por ciento en los cheyenne y en un 77 por ciento en los navajo. Se ha descrito una frecuencia más baja, 56 por ciento, para los cree de Manitoba, Lucciola *et al.* (1974).

Marcadores electroforéticos

Las proteínas de la sangre proporcionan una muestra del material genético que se ha mantenido en el acervo genético de una población. Estas proteínas son productos génicos primarios y reflejan una parte de la variación encontrada en el ADN. Las técnicas de separación rápida se encuentran disponibles desde los años 50, con el desarrollo de la electroforesis en papel de filtro, que permitía la separación de las proteínas a partir de su carga molecular. Esta técnica fue seguida por el

desarrollo de la electroforesis en gel de almidón, que añadía otro criterio para la separación de las proteínas, el tamaño molecular. El desarrollo de otras técnicas como el enfoque isoeléctrico (IEF) basada en el punto isoeléctrico de las moléculas, permitieron mejoras en las técnicas de electroforesis, y revelaron la existencia de una variabilidad cada vez más grande en el genoma humano.

Proteínas séricas

Albúmina (ALB)

La albúmina es una proteína sérica cuyo locus se encuentra situado en el brazo largo del cromosoma 4, en la posición 11-q13. Entre sus funciones fisiológicas primarias se encuentran el actuar como amortiguador del pH y el mantenimiento de la viscosidad del plasma. Scheurlen (1955) halló una banda de albúmina de movimiento lento en un paciente diabético. Estas investigaciones fueron continuadas por Wieme (1962), quien demostró que la bisalbuminemia se heredaba como alelo codominante. Melartin y Blumberg (1966) detectaron una variante de albúmina relativamente común, que se movía rápidamente en la electroforesis, en los amerindios naskapi y montagnais; al mismo tiempo encontraron una variante lenta en los indios de México. La albúmina ha demostrado ser especialmente útil para estudiar las poblaciones del Nuevo Mundo, ya que proporciona marcadores para las poblaciones indias mesoamericanas y norteamericanas a unas frecuencias relativamente altas. Se han detectado pocas variantes que presenten una distribución geográfica generalizada en el Nuevo Mundo, no obstante, se han caracterizado mutaciones familiares en los makiritare (Arends *et al.*, 1970), wapishana (Neel *et al.*, 1977) y los yanomama (Weitkam *et al.*, 1972).

La albúmina México (ALB*MEX) es un componente electroforético extra, que se encuentra en muestras de suero procedentes de poblaciones que descienden de los aztecas de México y en los grupos piman del suroeste de los Estados Unidos (Johnston *et al.*, 1969). No se presenta en las poblaciones del Sur y en la mayoría de las poblaciones de América del Norte. Los pima, papago, cocopah y maricopa exhiben ALB*MEX con una frecuencia entre 1 y 5 por ciento (Workman *et al.*,

1974). Así mismo, se ha observado la presencia de ALB*MEX en dos muestras de las tierras altas de Guatemala (Johnston *et al.*, 1973). Esta variante de albúmina me ha resultado muy útil para el estudio de la expansión geográfica y el mestizaje de los caribes negros a lo largo de América Central, ya que se encuentra en las poblaciones garifunas del continente pero no así en las comunidades fundadoras de la isla de San Vicente. La presencia de ALB*MEX en los caribes negros de Belice y Guatemala parece ser el resultado de un flujo genético desde los indios de América Central al genoma de los caribes negros. El ALB*MEX no ha podido ser introducido por los indios caribes o los arawaks, ya que este alelo es un marcador de América Central y no se presenta en los grupos indígenas de Sudamérica. Por tanto, la presencia de esta variante de albúmina me ha permitido estudiar la controversia etnohistórica que rodea al aislamiento reproductivo de los caribes negros y medir, en última instancia, la tasa de flujo genético procedente de los indios del altiplano circundante (Crawford *et al.*, 1984).

La segunda variante corriente de albúmina, que se encuentra distribuida entre los esquimales, los athapaskos y los grupos de que hablan el algonkino, se denomina Naskapi (Szathmary *et al.*, 1974; 1983; Crawford *et al.*, 1981). Aparece con las mayores frecuencias en los grupos athapaskos del sur, como los navajo (AL*NA, 0,032) y los apache (0,015). Este alelo ha sido adquirido por los esquimales por causa del flujo genético. La variante Naskapi se halla con una frecuencia de 0,098 en los grupos athapaskos Slaves y Beaver, y entre los algonkinos Crees, entre 0,002 y 0,03. Las frecuencias para América Central y América del Norte de la variante Naskapi y de la variante México se encuentran resumidas en Schell y Blumberg (1977).

Haptoglobinas (HPA y HPB)

Polonovski y Jayle (1938; 1940), descubrieron una proteína sérica, la alfa-2-glicoproteina o haptoglobina, que poseía una capacidad de unión a la hemoglobina. Investigaciones posteriores pusieron de manifiesto que la haptoglobina es un grupo constituido por moléculas estrechamente relacionadas (Jayle y Moretti, 1962). Hay dos loci implicados en la síntesis de la haptoglobina, uno para las cadenas alfa y otro para las cadenas beta (Bias y Migeos, 1967). El locus alfa se encuentra en el

brazo corto del cromosoma 16 (16q22.1). Javid (1967) ha descrito una variante de la cadena polipeptídica beta de la haptoglobina, y ha sugerido denominar a esta cadena el péptido de unión. Smithies (1955) describió, utilizando para ello la electroforesis en gel de almidón, tres fenotipos distintos de la haptoglobina, Hp 1-1, 2-2 y 2-1. Así mismo, Smithies y Walker (1956) demostraron que estos tres fenotipos se hallaban determinados por dos alelos autosómicos, Hp^1 y Hp^2. Estos alelos se encuentran comúnmente distribuidos y en proporciones variables en todas las poblaciones del mundo.

Las poblaciones indígenas del Nuevo Mundo presentan una considerable variabilidad en el locus HPA. El alelo HPA*1 posee una frecuencia de 0,260 en los indios ojibwa (Szathmary *et al.*, 1974) y alcanza 0,830 en los yanomama de Venezuela (Weitkamp *et al.*, 1972). Salzano *et al.* (1986) han observado una variación considerable de este mismo locus en los poblados de los indios del río Icana (HPA*1 entre 0,27 y 0,52). Los esquimales de Alaska y Siberia poseen las frecuencias más bajas de HPA*1, similares a las encontradas en los grupos asiáticos, variando entre el 14 por ciento para los koryakos y el 52 por ciento en los yakutos (Spitsyn, 1985). Sin embargo, se debería tomar estos datos con ciertas precauciones, ya que los tamaños de las muestras tomadas eran relativamente pequeñas.

Recientemente, Simoes *et al.* (1989) han aplicado técnicas de enfoque isoeléctrico para el análisis del locus de haptoglobina procedente de muestras de dos tribus brasileñas. El IEF separó tanto la HPA*1 como la 2 en componentes lentos y rápidos. Los resultados de ese estudio mostraron una significativa variabilidad intratribal de los alelos HPA*1S y HPA*2FS en los macushi, pero no así en los indios del río Icana. La aplicación de las técnicas IEF para el estudio del locus HPA en las poblaciones amerindias y siberianas debería permitir en el futuro una discriminación más fina respecto a los orígenes y afinidades de estas poblaciones.

Transferrinas (TR)

Las transferrinas (TR) constituyen la fracción beta-globulina del suero, y su función fisiológica consiste en el transporte de hierro desde el plasma a las células receptoras de la médula ósea y compartimentos

de almacenamiento de los tejidos (Giblett, 1969). Aparentemente, el hígado es el órgano primario de síntesis, que comienza en los primeros estudios de la embriogénesis (Scheidegger *et al.*, 1956). Se descubrió un polimorfismo para este locus genético gracias a la utilización de la electroforesis en gel de almidón (Smithies, 1957). Se cree que el locus de la transferrina se sitúa en el brazo largo del cromosoma 3 (3q21), ligado estrechamente a los loci de la cueroplasmia (CP) y pseudocolinesterasa.

El fenotipo más común del locus de la transferrina aparece en forma de banda electroforética simple, de coloración oscura y de movilidad media. Este fenotipo, que se halla bajo el control de dos alelos C, se presenta en todas las poblaciones humanas con unas frecuencias muy altas, entre 0,85 y 1,00. Las variantes del Nuevo Mundo incluyen la TF*B, TF*B0-1, TF*D y TF*DCHI. Las variantes TF*D y TF*B aparecen en las poblaciones de México. El alelo TF*B es compartido por los mayas de Lacandon (0,19), los mestizos de Tlaxcala (0,23), los chinantecos (0,28), los cora (0,05) y los pima del suroeste de los Estados Unidos (0,32). Los nganasan de Siberia (Sukernik *et al.*, 1978) y los blackfoots de Montana (Rokala *et al.*, 1977) comparten la misma mutación extraña —TF*B01— en niveles polimórficos (0,48 y 0,017, respectivamente). Estos datos no significan que posean un origen común, si no la posibilidad de ocurrencia de la misma mutación actuando bien por el efecto fundador o por la selección natural. Asimismo, la variante TF*DCHI aparece en varias tribus de América del Norte (montgnais, naskapi, cree y ojibwa), en Costa Rica (guaymi) y en los jandu cachoeira, asurini y ticuna de América del Sur.

Las técnicas de enfoque isoeléctrico aplicadas recientemente al estudio del locus de la transferrina han permitido subtipificar la banda CC en un cierto número de variantes diferentes. El método utiliza la presencia de gradiantes de pH sobre un gel para la separación de proteínas con diferencias insignificantes en su punto isoeléctrico. Uno de los subtipos, el TF*C4, parece ser especialmente útil para separar a las poblaciones amerindias de los elementos europeos o africanos. Mientras el alelo TF*C4 se halla ausente tanto para los europeos como para los negros de Estados Unidos, aparece con unas frecuencias de 8 a 18 por ciento en las tribus indias de América del Norte, como los apache, blackfoot, navajo, pima y walapi (Dykes y Polesky, 1984).

En las poblaciones siberianas indígenas, se han observado tanto el TF*B0-1 como el TF*DCHI. El resumen más completo acerca de la variabilidad genética de las poblaciones indígenas siberianas respecto a la transferrina ha sido realizado por Spitsyn (1985), quien indica que el TF*DCHI varía entre el 0 y el 2,3 por ciento en Siberia. Alexseyeva *et al.* (1978) describen la presencia del alelo TF*DCHI (0,004 a 0,02) en los aleutianos de la isla de Bering, los chukchi de Uelen y los eveni de la región de Bastrinskii. En su vasto informe sobre las poblaciones nativas siberianas, Spitsyn (1972) ha recogido la presencia de esta variante en los esquimales, khanti, nentsi y buryati. Teniendo en cuenta la ausencia o rareza de TF*CHI en poblaciones que no sean amerindias, este marcador proporciona otra prueba del origen asiático de los pueblos del Nuevo Mundo. Desgraciadamente, no se poseen más datos acerca de la subtipificación de la transferrina gracias al IEF en las poblaciones indígenas de Siberia.

Componente específico del grupo (GC)

El componente específico de grupo, también conocido como proteína de unión de vitamina D (DBP), se localiza, en la especie humana, en el brazo largo del cromosoma 4 (4q12). Fue Hirschfeld (1960) quien encontró por primera vez que el locus era polimórfico, gracias a técnicas inmunoelectroforéticas. Una serie de estudios efectudos en núcleos familiares, han determinado que los patrones GC son codificados por un par de alelos codominantes llamados GC*1 y GC*2 (Hirschfeld *et al.,* 1960). Los estudios poblacionales para determinar la distribución geográfica de los alelos GC han relevado que, con unas pocas excepciones, el alelo GC*1 es más corriente que el GC*2. La frecuencia del alelo GC*1 varía entre 0,37 y 0,94 en las poblaciones de América. Sin embargo, la frecuencia de GC*1 encontrada para los parakana parece ser una anomalía provocada por las poblaciones del área circundante (Black *et al.,* 1980). Dejando de lado unas pocas variantes raras presentes en poblaciones específicas, como el GC*IGL en los esquimales y el GC*CHIP en los indios ojibwa (Szathmary *et al.,* 1974), no existe un patrón bien definido para los amerindios. De modo similar, los pocos informes que se han elaborado acerca de las poblaciones nativas de Siberia, basados en la separación por electroforesis, tampoco revelan un

patrón definido para el sistema GC, excepto que el GC*1 es más común que el GC*2 y que el GC*1 varía entre el 0,53 y el 0,81 (Spitsyn, 1985). Spitsyn indica la existencia de un gradiante para el alelo GC*1 que se centraría en Siberia central hacie el este y el oeste. Mourant *et al.* (1976) muestran la existencia de un gradiante geográfico y de una asociación entre los alelos GC y la intensidad de la luz del sol.

La aplicación del enfoque isoeléctrico (IEF) para el estudio del sistema GC ha revelado una gran variabilidad genética que se utiliza para establecer afinidades entre las poblaciones humanas. Hasta la fecha, el IEF ha puesto de manifiesto la existencia de tres alelos comunes (GC*1F, GC*1S y GC*2) más la existencia de unas 90 variantes raras. Dykes *et al.* (1983) han examinado un total de 11.682 muestras procedentes de 20 poblaciones distintas de América, demostrando que los amerindios tienden a agruparse debido a sus altas frecuencias del alelo GC*1S y a la baja aparición del alelo GC*2 (véase figura 14). La figura 14 muestra un gráfico que relaciona las frecuencias de GC*1S y de GC*2 para una serie de poblaciones continentales. Los grupos esquimales tienden a agruparse con las poblaciones asiáticas. La única muestra de Siberia procedía de los touva (altai) y se encuentra entre los grupos asiáticos y los híbridos afro-amerindios (véase figura 14). Constans *et al.* (1985) han intentado reconstruir el poblamiento del Nuevo Mundo en base a las variantes raras de GC proporcionadas por la IEF. Estos investigadores mantienen que el hecho de que las mutaciones GC*1A2 y GC*1A4 hayan sido detectadas sólo en poblaciones esquimales de América del Norte, confirma que hubo una última migración hacia el Nuevo Mundo separada de la de los amerindios. Sin duda, la llegada posterior de los esquimales al Nuevo Mundo no constituye una sorpresa, no obstante, la presencia de estas dos mutaciones podrían haberse originado en Alaska de novo. Estos autores sugieren también que los amerindios pueden ser clasificados en tres grupos: 1) indios bolivianos; 2) gorotire, kraho y caingang de Brasil, y lumbees de los Estados Unidos y 3) pima, macushi e ixils. Constans y sus colegas sugieren también que deben haber participado dos poblaciones distintas en el asentamiento de América, basándose en las frecuencias alélicas de el GC*2 (0,10-0,20 frente a 0,30-0,40). Estas conclusiones deben ser puestas en duda porque: 1) se ha utilizado un único locus; 2) el gradiente norte-sur hallado en la frecuencia de los alelos GC se debe a su relación con la luz solar. Sin embargo, la aplicabilidad de la hipótesis de

la luz solar puede resultar ser inoperable en América del Sur ya que, como apuntaron Corvello *et al.,* 1989) el efecto fundador y/o la deriva genética pueden ser utilizados para explicar la variación observada.

Factor B de la properdina (BF)

La variabilidad de la beta glicoproteina rica en glicina, presente en el suero, conocida como factor B de la properdina (locus Bf) fue demostrada por Alper *et al.* (1972). La relación del BF con la glioxilasa (GLO), fosfoglucomutasa (PGM3) y el locus de histocompatibilidad (HLA) hizo que se determinase su localización en el brazo corto del cromosoma 6 (6p21.3).

Hasta la fecha se han efectuado pocos estudios empleando el locus BF en las poblaciones del Nuevo Mundo. La investigación que ha proporcionado los datos más útiles (Dykes *et al.,* 1981) ha revelado una frecuencia excepcionalmente alta de BF*S en los grupos amerindios y

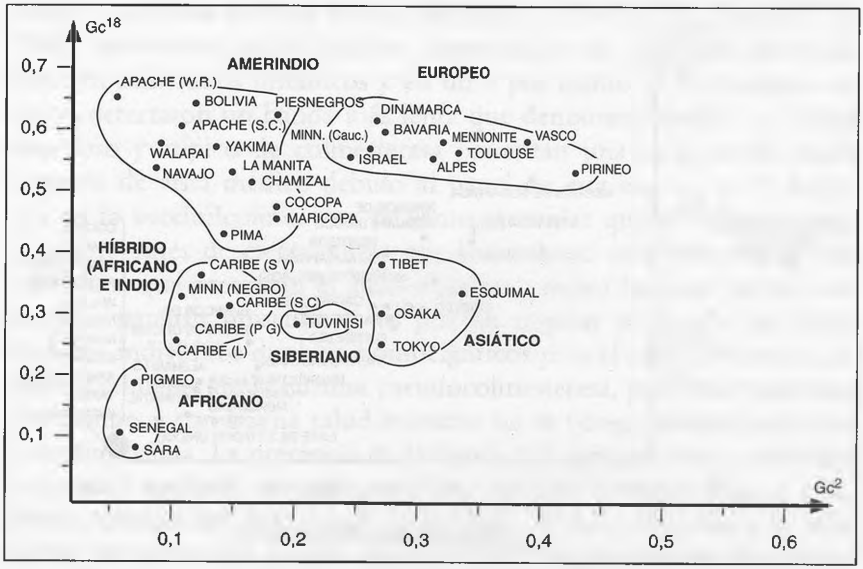

Figura 14. Gráfica bivariante de las frecuencias de Gcls y Gc2 en varias poblaciones humanas (Dykes *et al.,* 1981).

esquimales, asociada con una baja presencia de BF*F. Esta relación entre los dos alelos BF*S y BF*F se encuentra representada en la figura 15, que subraya la pequeña variación existente entre las tribus del Nuevo Mundo. Haas *et al.* (1985) estudiaron los mapuche, de Argentina, encontrando patrones similares de BF para una tribua de América del Sur, con elevada frecuencia de BF*S (0,91) y baja de BF*F (0,077). Al contrario que los amerindios del sudoeste de los Estados Unidos, los mapuche poseen un nivel polimórfico de la variante BF*S1, los navajo, por su parte, comparten con los colones de América del Sur un nivel de polimorfismo de BF*S0,7 (Bernal *et al.*, 1985). La presencia de este alelo puede deberse a un cruzamiento con los europeos o con los africanos, quienes poseen frecuencias de BF*S07 de hasta el 8 por ciento.

La única población siberiana que ha sido investigada para averiguar su variabilidad en cuanto al BF ha sido tuvintsi (touvinios), de los altai. Se trata de una población constituida por elementos europeos, mongoles y, posiblemente, chinos (Schanfield *et al.*, 1980). Debido a este origen múltiple, los tuvintsi se agrupan, debido a sus frecuencias

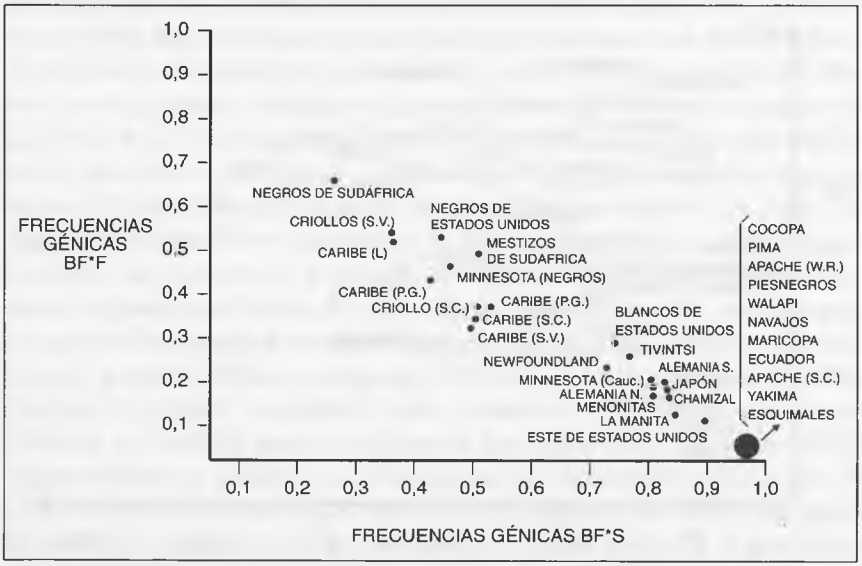

Figura 15. Gráfica de las frecuencias génicas de BfF frente a BfS en varias poblaciones humanas (Dykes *et al.*, 1981).

de BF, con los europeos en vez de hacerlo con las poblaciones asiáticas o amerindias.

Colinesterasa 1 y 2 (CHE1 y CHE2)

La sangre humana posee dos clases de colinesterasa, la acetilcolinesterasa en las células rojas y la pseudocolinesterasa en el suero. La colinestarasa del suero puede diferenciarse de la enzima de las celúlas rojas por su habilidad en escindir benoilcolina pero no acetil-beta-metil colina (Giblett, 1969). La función de la colinesterasa del suero es deconocida.

Dos loci controlan la herencia de la colinesterasa del suero (CHE1 Y CHE2), el CHE1 parece estar localizado en el brazo largo del cromosoma 3 (3q25.2). El locus CHE1 posee cuatro alelos conocidos, el normal (CHE1*U), el atípico (CHE1*A), el de inhibición por flúor (CHE1*F) y el silencioso (CHE1*S). El segundo locus, anteriormente llamado C5, posee dos fenotipos que han sido separados mediante electroforesis, C5+ y C5—. Estos fenotipos se han definido por la presencia o ausencia de una banda adicional electroforética. Harris *et al.* (1962) observaron cuatro bandas características de actividad electroforética en individuos británicos y en un 5 por ciento de las muestras de sangre detectaron un banda más lenta que denominaron C5. Los alelos silencioso y atípico de colinesterasa presentan una importancia desde el punto de vista médico debido al papel de esta enzima en la hidrólisis de la succinilcolina, una relajante muscular que se utilizaba antiguamente antes de efectuar una operación junto con la anestesia. Los individuos que presentan el alelo silencioso sufren horas de apnea prolongada, parálisis muscular y no pueden respirar sin ayuda mecánica. Aquellos individuos que son homocigóticos para el alelo silencioso, carecen totalmente de la enzima pseudocolinesterasa, pudiendo vivir mucho tiempo y con buena salud mientras no se pongan en contacto con la succinilcolina. La presencia de la banda C5 aumenta por la actividad enzimática media de la colinesterasa en un 30 por ciento (Harris *et al.*, 1963). Además del alelo usual (CHE1*U), el alelo resistente a la inhibición por dibucaina o alelo atípico (CHE1*A) presenta niveles de polimorfismo en algunas poblaciones humanas. El alelo CHE1*A no aparece en los esquimales (Motulsky y Morrow, 1968) mientras que en

algunos grupos europeos llega a alcanzar el 3 por ciento (Atland *et al.* 1967). El alelo CHE1*S es bastante raro en las poblaciones humanas, con una frecuencia de 0,0032, apareciendo en estado homocigoto en uno de cada cien mil individuos.

Overield (1975) ha descrito un nivel polimórfico del alelo CHE1*S en poblaciones esquimales del suroeste de Alaska, encontrando un espectro de variación del 8 al 22 por ciento en 8 poblados, con una frecuencia media del 12 por ciento. Los demás estudios, en su mayoría, no han logrado detectar la presencia del alelo silencioso en las poblaciones esquimales de Groenlandia, Alaska y Canadá. Algunos estudios efectuados en los indios de Latinoamérica (nahua, atacameno y makiritare) no han podido tampoco detectar el alelo silencioso, pero han detectado el alelo atípico en proporciones que van del 1 al 3 por ciento (Lisker *et al.*, 1967; Goedde *et al.*, 1984; Arends *et al.*, 1970. Salzano *et al.* (1991) buscaron los alelos CHE1 efectuando análisis genéticos en cuatro poblaciones del Amazonas brasileño, no encontrando variabilidad en dicho locus. No obstante, hallaron que la media de los indios amazónicos para el alelo usual era de 99,8 por ciento. En el mismo análisis no se habla de la variabilidad del 0,2 por ciento restante. Black *et al.* (1988) no encontraron, por su parte, variantes en el locus CHE1 al analizar a tres tribus de Brasil.

Existe más información disponible acerca de la variabilidad genética del segundo locus para la colinesterasa (CHE2), tanto para las poblaciones de Siberia como para las del Nuevo Mundo. Este locus parece ser polimórfico para un determinado número de poblaciones indígenas. En Spitsyn (1985), se halla un resumen de la bibliografía acerca de la variabilidad del locus CHE2 para Siberia. El alelo C5+ se presenta entre un 0 por ciento en los koryakos (Alekseyeva *et al.*, 1978) hasta un 13 por ciento en los Mongoles. Spitsyn (1985) describe la variabilidad observada del C5+ con un mapa de frecuencias génicas de Siberia, el cual muestra que la aparición más alta de este alelo corresponde al norte de Mongolia. Szathmary, en su publicación, ha preferido no incluir en su resumen algunas de las poblaciones examinadas por Spitsyn que eran de pequeño tamaño. Por ejemplo, Spitzyn y sus colegas encontraron unas frecuencias génicas para variantes del C5 de entre el 11 y el 12 por ciento entre los yakutos y los chukchi. Scott (1973) y McAlpine *et al.* (1974) describen la presencia de los alelos C5+ entre los esquimales de Alaska y de Canadá

en un 3 y un 7 por ciento respectivamente. El alelo C5+ parece ser asimismo polimórfico (7 por ciento) entre los indios cree de Canadá (Simpson, 1968). Tres estudios sobre los indios de América del Sur han detectado el alelo C5+ en niveles polimórficos. De siete tribus amazónicas analizadas, cuatro presentaban la banda electroforética extra con unas frecuencias del 2 al 14 por ciento (Arends *et al.*, 1970; Black *et al.*, 1988; Salzano *et al.*, 1991).

Se trata, pues, de una enzima fascinante, que no posee aparentemente una función definida y que se encuentra, sin embargo, distribuida polimórficamente a lo largo del Nuevo Mundo. Los individuos que carecen de esta enzima parecen no sufrir ninguna disfunción, a menos que se les inyecte el relajante muscular sintético succinilcolina. A partir de las investigaciones efectuadas para mi tesis doctoral, ha quedado claro que esta enzima no sólo se encuentra en la especie humana, sino también en póngidos en unos niveles aún más altos (Crawford, 1967). ¿Cuál es la historia evolutiva de este sistema genético complejo que carece de una función fisiológica conocida?

Proteínas de las células sanguíneas

Fosfoglucomutasa (PGM)

La fosfoglucomutasa (PGM) es una enzima eritrocitaria cuya función consiste en catalizar la transferencia de fosfato de la posición uno a la posición seis en la glucosa (Giblett, 1969). Spencer *et al.* (1964) han demostrado la existencia de un polimorfismo en este locus. Posteriormente, se descubrió que esta enzima se hallaba bajo el control de tres loci diferentes (Hopkinson y Harris, 1965; Harris *et al.*, 1968). Estos tres loci, PGM1, PGM2 y PGM3 han sido localizados en tres cromosomas diferentes, 1p22.1, 4p14-q12 y 6q12, respectivamente (Roychoudhury y Nei, 1988). Los tres loci poseen dos alelos comunes y un número de alelos raros que se hallan normalmente limitados a ciertas poblaciones o regiones.

Existe una gran cantidad de variación genética para el alelo PGM1*1 en las poblaciones indígenas de Siberia y de América. La frecuencia de este alelo varía desde el 0,59 en los mapuches de Argentina hasta el 0,98 en los parkana de Brasil. Spitsyn (1985) proporciona, en

su resumen de la aparición del alelo PGM*1 en Siberia, unas frecuencias desde el 100 por ciento en los evens hasta el 54 por ciento en los nentsi. Sin embargo, estas frecuencias se encuentran tergiversadas por el pequeño tamaño de las muestras. Al comparar las frecuencias dadas por Spitsyn para los evens, con las proporcionadas por Posukh *et al.* (1990), que emplearon muestas más grandes, se hace evidente que las frecuencias para el alelo PGM*1 no es del 100 por ciento, sino que varía entre 83 y 92 por ciento. Los esquimales y los chukchi de Chokotka poseen una frecuencia de PGM*1 de entre 0,92 y 0,94, que es más alta que la hallada en la mayor parte del Nuevo Mundo, mientras que las poblaciones samoyedas como los nganasan y los nentsi poseen frecuencias más bajas, de 0,655 y 0,833 (Sukernik *et al.,* 1978; 1980 y 1981). Los chelkenios y los kumandinos presentan frecuencias medias del alelo PGM*1 de 0,70 a 0,80. El promedio de la frecuencia alélica del PGM*1 en los esquimales siberianos es de 0,846. Sin embargo, este valor medio ha sido rebajado por la frecuencia observada en los naykan, de 0,689. Si se excluye a este pequeño asentamiento del cálculo, la frecuencia media de los esquimales siberianos de Chokotka es entonces de 0,90, más cerca de las encontradas en las poblaciones que hablan yupik de Alaska para el mismo alelo. Savoonga y Gambell, en la isla de San Lorenzo, presentan unas frecuencias para el PGM1*1 de 0,90 y 0,93 (Crawford *et al.,* 1981). Este alelo se presenta con menos frecuencia en los esquimales inupik de Igloolik y Barrow.

La aplicación de las técnicas de IEF al estudio del locus PGM ha revelado una variabilidad genética muy rica, que no podía ser desglosada mediante las técnicas electroforéticas estándar. Bark *et al.* (1976) demostraron que los alelos 1 y 2 de la PGM podían subtipificarse mediante IEF en cuatro tipos comunes, PGM1*1+, PGM1*1–, PGM1*2+ y PGM1*2–. Dykes *et al.* (1983) aplicaron esta técnica para el estudio de 11 poblaciones de América del Norte y de América Central, encontrando un patrón definido en la aparición de los genes PGM1*1+ y PGM1*1–. Las poblaciones de América Central formaban un grupo, constituido por los indios de Saltillo, Chamizal, La Minita y Pima, mientras que los apache, los esquimales y los asiáticos formaban un grupo separado. Las diferencias interpoblacionales más grandes se daban en las frecuencias relativas de PGM1*2+ frente al PGM1*2–, donde los esquimales y amerindios del Nuevo Mundo se agrupaban por sus altas frecuencias del alelo PGM1*2– (Dykes *et al.,* 1983).

Uridina monofosfato kinasa (UMPK)

La enzima uridina monofosfato kinasa (UMPK) es responsable de la fosforilación de la uridina monofosfato (UMP) a uridina difosfato (UDP) en la ruta de la síntesis de nucleósidos de pirimidina trifosfato, para la producción de ADN y ARN (Giblett *et al.,* 1974). Esta enzima se ha localizado en el brazo corto del cromosoma 1 (1p32). Giblett *et al.* (1974) desarrollaron un método electroforético seguido de un procedimiento de tinción para la detección de la variabilidad de la UMP kinasa. Además, examinaron las diferencias poblacionales de frecuencias de los tres alelos comunes de la UMPK, encontrando que el alelo UMPK*3 presenta una frecuencia de más del 10 por ciento en los indios cree, mientras que se halla ausente en los asiáticos, africanos y es raro en los europeos. Scott y Wright (1978) han sugerido que la UMPK*3 debe ser un gen «americano» ya que es poco frecuente o ausente en las poblaciones africanas y europeas. El gen UMPK*3 ha sido detectado en los esquimales-inupiat (0,20), aleutianos (0,232), yupik siberianos (0,133), indios athapaskos (0,131), indios cree (0,114) y mestizos venezolanos (0,001) [Cott y Wright, 1978; Lucciola *et al.,* 1974; Gallango y Suinaga, 1978]. Giblett *et al.* (1974) han descrito también la existencia de este alelo en poblaciones europeas de Seattle, pero en frecuencias bajas y procedentes, con toda probabilidad, de un flujo genético procedente de los indios del noroeste. La presencia del alelo UMPK*3 ha sido confirmado para los indios warao de Venezuela con una frecuencia de 8,6 por ciento (Gallango y Suinaga, 1978).

El alelo UMPK*3 parece ser un marcador prometedor para las poblaciones amerindias. Nuevos datos acerca de la frecuencia poblacional de este alelo serían de una gran utilidad para la comprensión de los factores evolutivos e históricos que hayan podido afectar la variabilidad en las poblaciones contemporáneas amerindias.

Fosfogluconato deshidrogenasa (PGD)

La fosfogluconato deshidrogenasa (PGD) pertenece al conjunto de enzimas que están implicadas en la glucolisis de las células sanguíneas. Su función es la de catalizar la carboxilación oxidativa del 6-fosfogluconato a ribulosa 5-fostato. Su locus se encuentra en el brazo corto del

cromosona 1 (1p36.2-2p36.13). Fildes y Parr (1963) describieron por primera vez una variante heredable en este locus y, desde entonces, la distribución geográfica de los dos alelos corrientes ha sido investigada por numerosos autores. Para llevar a cabo estudios poblacionales, este locus no es el más informativo, ya que la frecuencia del alelo más común, PGD*A sólo varía entre el 75 y el 100 por ciento. No existe un patrón detectable para las poblaciones del Nuevo Mundo, ya que el PGD*A se ha fijado a lo largo de todo el continente americano. La frecuencia más alta del PGD*C se halla entre los guaymi de Costa Rica (10 por ciento). Existen un cierto número de alelos muy específicos, limitados a determinadas tribus y que se han encontrado en grupos de América del Sur, entre los que están PGD*MAK, PGD*AY y PGD*CAI, en los makiritare, aymara y caingang, respectivamente.

Sukernik y sus colegas (1978, 1980 y 1981) han descrito los patrones de la frecuencia génica de PGD en Siberia. Como en el Nuevo Mundo, existe una pequeña variación para este locus, con unas frecuencias para el PGD*C entre el 4 y el 6 por ciento en los nganasan, los chukchi y los esquimales.

Fosfatasa ácida (ACP1)

La fosfatasa ácida (ACP1) es una enzima heterógena de las células sanguíneas cuya función consiste en tomar fósforo del sustrato y transferirlo a moléculas aceptoras, siendo su rango de pH más activo el de 4,8 a 6,1 (Giblett, 1969). Hopkinson *et al.* (1963) han descrito la variabilidad genética de este locus puesta de manifiesto, mediante técnicas de electroforesis, encontrando tres alelos denominados inicialmente Pa, Pb y Pc. Otros alelos, como el Pr han sido descritos en muestras de sangre de grupos afroamericanos (Karp y Sutton, 1967). De acuerdo con Roychouhury y Nei (1988) se cree que el locus se encuentra situado en el brazo corto del cromosoma 2 (2p25).

Existe una variabilidad considerable para el locus ACP1 en las poblaciones de Siberia, presentándose unas frecuencias que van desde el 19 por ciento para el locus ACP1*A en los forest nentsi (Sukernik *et al.* 1980) hasta un 62 por ciento en los itelmeni (Alexseeva *et al.*, 1978). Este último valor parece tratarse de una sobreestimación debido a una muestra espantosamente pequeña (N=25). El 19 por ciento encontrado

para los nentsi es un promedio de cuatro pequeños asentamientos de pescadores y cazadores en el que existe una variación para este alelo de entre un 6 y un 25 por ciento. Como resultado de estos pequeños asentamientos e ínfimas muestras, hay una importante variación para este locus, y no un patrón definido que pueda observarse. En la mayoría de las poblaciones siberianas, el alelo ACP1*B es más frecuente que el ACP1*A, mientras que el ACP1*C es extremadamente raro, presentándolos únicamente los nentsi en niveles polimórficos. En Szathmary (1981) puede encontrarse un resumen de las frecuencias de la fosfatasa ácida para las poblaciones siberianas.

Las frecuencias génicas para los esquimales y los aluetianos en lo que se refiere al locus ACP1 varía así mismo debido al pequeño tamaño de los poblados. Por ejemplo, Scott y Wright (1983) han dado a conocer las frecuencias génicas para 25 poblados esquimales yupik de la región central, con un rango de frecuencias entre un 19 y un 73 por ciento para el alelo CAP1*A. El promedio de las frecuencias para este alelo son: 59 por ciento para los inupik, 69 por ciento para los yupik de Siberia y 56 por ciento para los yupik de las áreas centrales. Los esquimales de la isla de San Lorenzo presentaban unas frecuencias para este alelo del 60 por ciento en Savoonga y de 72 por ciento en Gambell (Crawford *et al.*, 1981). Los poblados esquimales de la isla Kodiak poseen unas frecuencias inferiores de ACP1*A, entre 32 y 47 por ciento (Majumder *et al.*, 1988).

Al contrario que las poblaciones siberianas y algunas esquimales, en los amerindios el alelo ACP1*B es mucho más frecuente que el alelo A. En poblaciones de América del Norte, como los indios ojibwa, cree y dogrib, se observan frecuencias del 50 y el 60 por ciento para el alelo B. En América Central, la presencia de este alelo aumenta hasta tasas de entre el 75 y el 83 por ciento. De acuerdo con Salzano *et al.* (1986) los indios de América del Sur poseen un rango de frecuencias para el alelo B del 63 al 99 por ciento.

Esterasa D (ESD)

Las esterasas constituyen un grupo de isoenzimas que han sido identificadas mediante técnicas de electroforesis por su especificidad de sustrato y características de inhibición. La ESD (conocida también

como S-formilglutation hidrolasa) fue detectada por Hopkinson *et al.* (1973) empleando sustratos fluorescentes. Esta enzima de las células sanguíneas se encuentra localizada en el brazo largo del cromosoma 13 (13q14.11) y se ha observado que es polimórfica en europeos, negros e hindúes (Hopkinson *et al.*, 1973), en Alemania (Bender y Frank, 1974) y en Gambia (Welch, 1974). La variabilidad para este locus en las poblaciones amerindias fue observada por primera vez por Goedde *et al.* (1977) en los shuara del Ecuador y por Neel *et al.* (1977) para un número de tribus del Brasil.

El locus de la esterasa D presenta un elevado polimorfismo en las poblaciones del Nuevo Mundo. Dentro de un colectivo humano distribuido desde Alaska hasta Chile, el alelo menos frecuente (ESD*2) se presenta con unos porcentajes de entre el 4 y el 64 por ciento. Los escasos estudios llevados a cabo con esquimales han revelado una baja presencia del ESD*2, con unas frecuencias que varían entre el 4 y el 8 por ciento en poblaciones yupik e inupik del noroeste de Alaska y de la isla de San Lorenzo (Scott y Wright, 1978; Crawford *et al.*, 1981). Scott y Wright (1983) examinaron un total de 25 poblados esquimales yupik de la región central de Alaska, encontrando unas frecuencias de entre el 4 y el 24 por ciento para el alelo ESD*2, con una media de 10,7 por ciento. La mayoría de los poblados yupik poseen un tamaño muy pequeño y ninguna de las muestras empleadas para representar a estas poblaciones exceden los 100 individuos. Algunas de ellas tienen tan sólo 19. Por ello, no es sorprendente encontrar esta amplia gama de variabilidad para el alelo ESD*2 en los grupos esquimales. Mestriner *et al.* (1980) han resumido los datos existentes para 10 tribus indias de América del Sur, encontrando que el alelo ESD*2 varía entre un 0 y un 54 por ciento. No obstante, en la mayoría de las tribus la frecuencia variaba entre el 13 y el 34 por ciento. En los grupos del este y de la costa atlántica se han encontrado frecuencias más elevadas, mientras que en las tribus de la selva tropical, eran inferiores.

Otros loci hallados mediante electroforesis

Existe un gran número de proteínas séricas y de enzimas de las células sanguíneas que presentan un alto grado de polimorfismo y son de utilidad para medir las afinidades y orígenes de las poblaciones hu-

manas. Roychoudhury y Nei (1988) han compilado los marcadores genéticos sanguíneos disponibles, enumerando un total de 138 enzimas conocidas, 80 loci proteicos y tres loci de inmunoglobulinas. Si se añaden los 115 sistemas de grupos sanguíneos y loci específicos más los cinco loci que controlan el sistema de histocompatibilidad, se tiene un total de 341 loci génicos más la elevada variabilidad polimórfica del ADN, para el muestreo del genoma de las poblaciones humanas. Aún así, 341 genes de 100.000 posibles es una pequeña muestra del genoma total de una población. Sin embargo, la variabilidad genética que se observa en el ADN mitocondrial y nuclear nos ha permitido no sólo distinguir poblaciones, sino la creación de «huellas digitales» que son capaces de identificar a cada uno de nosotros genéticamente.

Debido al espacio limitado de este libro, sólo puedo llevar a cabo la revisión de una pequeña muestra del número total de marcadores genéticos que se hallan disponibles para la caracterización de las poblaciones amerindias, esquimales y siberianas. Existen, de hecho, muchos otros loci que codifican proteínas sanguíneas y que resultan prometedores para ayudarnos a comprender algunos de los episodios de la evolución de los amerindios en su odisea a lo largo del vasto continente americano. Entre éstos se hallan loci con un polimorfismo muy elevado, tal como la glutamato piruvato transaminasa (GPT), que posee un alelo, GPT*1, cuyas frecuencias varían entre el 30 y el 75 por ciento en las poblaciones del Nuevo Mundo. La glioxilasa (GLO1), cuyo alelo GLO1*1 varía entre el 0,8 y el 67 por ciento en los grupos nativos americanos y entre 23 y 51 por ciento en las poblaciones siberianas (Spitsyn, 1985). La ceuroplasmina (CP) presenta polimorfismo entre los grupos amerindios aislados de América del Sur. En Siberia, el alelo CP*A aparece en niveles polimórficos en grupos turcos (Spitsyn, 1985).

Inmunoglobulinas (GMS) y (KMS)

GMS

Introducción

Los alotipos de GM son marcadores genéticos localizados en las cadenas pesadas gamma de las inmunoglobulinas G (IgG) de la especie

humana. Los alotipos GM más frecuentes se presentan en las subclases IgG1 e IgG3. Los alotipos situados en las cadenas gamma se hallan estrechamente ligados en el brazo largo del cromosoma 14 (14q32.33). Debido a esta relación, los alotipos se heredan como una unidad, llamada haplotipo, que varía en cuanto a su aparición en las diversas poblaciones humanas. Al contratio que otros marcadores genéticos, los haplotipos de GM tienden a verse limitados por las propias poblaciones (Schanfield, 1980). Por ello, el sistema GM ha sido empleado para estudiar las afinidades poblacionales y para estimar el cruzamiento genético.

Distribución geográfica

Hay una serie de publicaciones en donde se ha intentado aplicar la variabilidad observada de GM en las poblaciones del Nuevo Mundo y de Siberia para intentar responder aquellas cuestiones relacionadas con el poblamiento del continente americano. Williams *et al.* (1985), después de identificar haplotipos de GM procedentes de 10 muestras amerindias y compilar una serie de datos, afirman que la información proporcionada por las GM apoya la hipótesis de las tres migraciones. Estos autores mantienen que la variabilidad de GM se explica mejor por una migración de paleoindios entre hace 16.000 y 40.000 años, una segunda ola de cazadores na-dené entre hace 12.000 y 14.000 años y una migración esquimal-aleutiana hace 9.000 años. Este apoyo a la hipótesis de las tres oleadas migratorias la basan en la presencia de GM*AG y GM*XG en los indios de América del Sur; GM*AG, GM*XG y GM*AT (anteriormente denominada GM*A, ZB0, 3,5,S,T) en los indios na-dené y, finalmente, el grupo de esquimales-aleutianos se distinguirían por la presencia de GM*AG y GM*AT. Esta teoría de las tres migraciones ha sido puesta en duda por Schanfield *et al.* (1990), quienes proponen, a partir de la distribución de haplotipos de GM en Siberia y en América, la probabilidad de que hayan existido cuatro migraciones hacia el Nuevo Mundo. Estos autores están de acuerdo con Williams y sus colegas en la caracterización de los componentes paleoindios y esquimal-aleutiano pero, al mismo tiempo, señalan que los na-dené poseen una frecuencia elevada de GM*AG y frecuencias moderadas de GM*XG y GM*AT. La segunda migración propuesta por

Schanfield y sus colegas se basa en una población con frecuencia alta de GM*AG y bajos niveles de GM*XG y GM*AT. Field *et al.* (1988) han analizado la distribución de frecuencias de los haplotipos de GM en los bella coola y haida, de la Columbia Británica. A pesar de que sus resultados se hallaban complicados por la relativamente elevada mezcla con poblaciones europeas, encontraron que las frecuencias de GM*AG, GM*XG y GM*AT eran intermedias entre las frecuencias de los paleoindios y los na-dené según la hipótesis de Williams *et al.* Field y sus colegas llegan a la conclusión de que estos datos apoyan la hipótesis que se desprende de los datos arqueológicos de que estos amerindios del noroeste son producto de una mezcla entre los descendientes de los na-dené y de los paleoindios. Los mismos datos pueden ser empleados para apoyar la hipótesis de las cuatro migraciones. A partir de los haplotipos de GM, las pruebas apoyan al menos dos o posiblemente tres migraciones amerindias. Esta evidencia erosiona las antiguas ideas de un único movimiento amerindio hacia el Nuevo Mundo después de la glaciación Wisconsin, seguido de una expansión de los esquimales y los aleutianos.

Siberia

El haplotipo que presenta una frecuencia más elevada en la mayoría de las poblaciones indígenas de Siberia es el GM*AG (véase tabla 15). Este haplotipo alcanza máximos en la región de Chokotka, con unas frecuencias entre el 66 por ciento en los pastores chukchi del interior y el 86 por ciento en los chukchi de la zona costera. Los esquimales de New Chaplino presentan una frecuencia de GM*AG del 79,5 por ciento (Sukernik y Osipova, 1982). Las frecuencias de GM*AG parecen disminuir desde la región noreste de Siberia hacia la península Tamyr, a medida que se desplaza hacia el oeste. Los grupos samoyedos, como queda representado por los nganasan, forest, nentsi y yenisey, presentan frecuencias de GM*AG inferiores a las del extremo noreste de Siberia. Los nganasan y los evens, quienes se han mezclado con los yukaghiros, constituyen la excepción en Siberia ya que su haplotipo de GM más frecuente es GM*AT, con 0,486 y 0,449, respectivamente (Posukh *et al.*, 1990). Sin embargo, el haplotipo de GM*AG se halla presente en los nganasan en frecuencias bajas como las siberia-

nas, de 0,353. Los esquimales de New Chaplino parecen poseer la menor cantidad de variabilidad genética en los loci de GM, con sólo dos haplotipos de GM, el GM*AG (0,795) y el GM*AT (0,205). El GM*XG se presenta con más frecuencia en los grupos samoyedos y las más bajas en las poblaciones de Chokotka. Los yakutos del río Lena presentan las frecuencias más elevadas de GM*AFB, el cual constituye un haplotipo del sur asiático.

Al examinar las frecuencias de los haplotipos presentes en las poblaciones indígenas siberianas contemporáneas ¿podemos sacar algo en claro respecto a las diversas teorías existentes acerca del poblamiento del Nuevo Mundo? Parece ser que existen tres grupos siberianos en razón de la GM, los samoyedos, los habitantes de Chokotka y los yakutos y touvinios. Los samoyedos (nentsi, yenisei y nganasan) presentan frecuencias de GM*AG elevadas y frecuencias moderadas de GM*XG y GM*AT. Este patrón parece acercarse al que se observa en los indios na-dené de América del Norte. Por ahora no es posible afirmar definitivamente con certeza que un antecesor común de los samoyedos y los na-dené atravesara Beringia y poblara América del Norte. El segundo grupo, que incluye a los esquimales y a los chukchi, presenta altas frecuencias de GM*AG y frecuencias intermedias de GM*AT. Con toda probabilidad, este grupo dio origen a los esquimales y a los aleutianos del Nuevo Mundo. En cualquier caso, debe ponerse mucho cuidado a la hora de intentar reconstruir el poblamiento de América basándose en las distribuciones y frecuencias génicas de los siberianos actuales. Las mezclas con poblaciones europeas han reforzado el haplotipo GM*FB en las poblaciones indígenas a ambos lados del estrecho de Bering. Al igual que en América, los indígenas de Siberia han experimentado importantes y radicales cambios demográficos, con disminuciones y explosiones poblacionales. Los yukaghiros, considerados por algunos autores como grupo que ha compartido un antecesor común con al menos un grupo original que migró hacia el Nuevo Mundo, se encuentra muy próximo a la extinción. Antes de la llegada de los europeos, los yukaghiros eran, numéricamente, uno de los grupos más grandes de Siberia. Además de los brotes epidémicos, fueron siendo paulatinamente acorralados por los pueblos chukchi, yakuto y tunguses. Se sabe muy poco acerca de los haplotipos de GM y sus frecuencias en las poblaciones de Kamchatka y de los grupos del sureste de Siberia. Sus expansiones hacia Siberia deben haber contribuido al po-

blamiento del Nuevo Mundo. Mi colega de la Universidad de Illinois, Demitri Shimkin, está convencido de que los glyakos han sido un principal contribuyente genético de los pueblos del Nuevo Mundo.

América del Sur

Salzano *et al.* (1989) han resumido las frecuencias para los loci de GM en los indios de América del Sur, encontrando que el alelo GM*AG aparece entre un 44 y un 100 por ciento, el GM*XG entre un 1 y un 54 por ciento y el GM*AT entre el 0 y el 5 por ciento (véase tabla 15). El alelo GM*AT fue hallado en los jandu cachoeira, subdivisión de los indios del río Icana. El tamaño de esta muestra (N = 363) constituía una representación adecuada de la población. La baja incidencia de GM*AT en los indios de América del Sur contradice el supuesto de Williams *et al.* (1985) de la ausencia de este gen en los fundadores paleoindios postulados. Las frecuencias de los haplotipos de GM en las poblaciones indígenas del Nuevo Mundo pueden caracterizarse por la presencia de GM*AG, GM*XG y GM*AT, en frecuencias decrecientes. Estos tres haplotipos deben de haber sido llevados por los migradores siberianos y, seguidamente, respondieron a la selección natural, a la fisión de acervos genéticos y a otros procesos de naturaleza estocástica.

Sistema KM (Inv)

El alelo KM*1 varía entre el 5 por ciento en los nganasan (Sukernik y Osipova, 1982) hasta un 60 por ciento en los dogreb de los territorios del noroeste (Szathmary *et al.*, 1983). La frecuencia más baja del alelo KM*1 se da entre los grupos samoyedos de Siberia, aumentando paulatinamente en los habitantes esquimales y chukchi de Chokotka. Los pueblos na-dené y algonkino presentan frecuencias que varían entre el 30 y el 60 por ciento. Schanfield (1980) recoge las frecuencias del alelo KM*1 como del 20 por ciento en los esquimales, el 32 por ciento en los indios de América del Norte y del 35 por ciento en las poblaciones aborígenes de América del Sur. Estos valores pueden ser vistos como el promedio para las áreas geográficas, pero

ignoran el rango presente de variabilidad normal. Las frecuencias de KM*1 varían en las tribus indias de América del Sur desde un mínimo del 15 por ciento en los siriono hasta casi la fijación total (91 por ciento) en los piaroa (Gershwitz y Neel, 1978). Sin embargo, la mayor parte de las poblaciones aborígenes de América del Sur varían con frecuencia de 30 a 60 por ciento.

Tabla 15. Haplotipos de inmunoglobulinas (GMs y KMs) en las poblaciones siberianas

Población	GM*AG	GM*XG	GM*AT	KM*1
Samoyedos				
Nentsi del bosque [1]	50,2	16,3	13,9	9,9
Samoyedos yenisey [1]	50,6	17,3	4,5	10,3
Ngansans [1]	35,3	15,4	0,8	4,8
Chukchi				
Pastores de renos [1]	73,1	10,9	15,3	17,7
Coastal [1]	86,0	2,2	9,9	20,0
Esquimales de Siberia				
New Chaplino [1]	79,5	0	20,5	20,6
Siryeniki [2]	81,5	0	18,1	23,0
Esquimales de Alaska				
Savoonga [2]	64,3	1,8	27,2	28,2
Gambell [2]	65,0	1,3	28,1	25,0
King Island [2]	72,7	0	27,3	44,0
Wales [2]	74,6	2,3	17,9	22,7
Esquimales de Canadá				
Igloolik del cobre [3]	78,2	0,5	17,1	26,9
Inuvik de Mckenzie [2]	72,8	0	19,8	20,4
Amerindios (América del Norte)				
Athapaskos del norte				
Dogrib [4]	79,3	6,3	13,5	59,7
Chipeway [2]	78,3	2,2	15,8	28,0
Athapaskos del sur				
Navajo [2]	74,1	6,0	17,4	25,2
Apache [5]	75,1	5,2	16,8	25,1
Algonkinos				
Cree del norte [2]	98,1	0	1,5	43,5
Ojibwa [6]	85,8	7,2	7,0	28,6

Población	GM*AG	GM*XG	GM*AT	KM*1
Siouan				
Assiniboin [2]	94,3	0	2,8	34,3
Amerindios (Mesoamérica)				
Residentes de Cuanalán [7]	86,1	8,7	2,4	43,4
Saltillo (Chamizal) [7]	58,6	7,7	1,8	30,2
Cora [7]	74,2	9,7	11,4	19,2
Mayas [7]	64,9	12,3	4,4	–
Amerindios (América del Sur)				
Yanomama [7]	85,2	14,8	0	38,7
Makiritare [10]	56,3	43,5	0	57,4
Cayapo/Txukahme [11]	70,9	28,8	0,3	49,7

Referencias

[1] Sukernik y Osipoya, 1982.
[2] Schanfield *et al.*, 1990.
[3] McAlpine *et al.*, 1974.
[4] Szathmary *et al.*, 1983.
[5] Williams *et al.*, 1985.
[6] Szathmary *et al.*, 1974.
[7] Schanfield *et al.*, 1978.
[8] Steinberg *et al.*, 1967.
[9] Von Loghem, 1971.
[10] Gershowitz y Neel, 1978.
[11] Salzano *et al.*, 1973

Sistema de histocompatibilidad

Antígenos de leucocitos humanos (HLA)

Los antígenos de leucocitos humanos (HLA) son antígenos serológicos que se hallan localizados en la superficie de las células humanas nucleadas de la sangre. Este importante sistema de compatibilidad humano fue descubierto por primera vez gracias a antisueros (de mujeres que habían tenido más de un hijo) con antígenos en las células blancas de la sangre. Los antígenos del sistema HLA pertenecen a uno de los cinco loci diferentes que están situados en el brazo corto del cromosoma 6 (6p21.3). Estudios genealógicos han revelado que la fracción recombinante entre los loci HLA-A y HLA-B es de alrededor del

0,8 por ciento, es decir, la región génica entre los dos loci es alrededor de 1/3.000 del genoma total, e incluye al menos varios cientos de genes (Bodmer, 1975). Los otros tres loci son: HLA-C, HLA-DQ y HLA-DR. Cada individuo puede expresar un máximo de cuatro antígenos, los cuales se heredan en grupos llamados haplotipos.

Estos cinco loci para los HLA presentan una extraordinaria variabilidad. Hace varios años, Bodmer calculó, a partir de los alelos conocidos, que cuatro loci y 56 alelos podían generar más de 300 millones de individuos diferentes, con más de 30 millones de fenotipos distinguibles entre sí. A pesar de esta riqueza genética, hay en la actualidad pocos investigadores que utilicen los loci C y D para estudiar las poblaciones amerindias. Además, existe poca o ninguna información acerca del sistema HLA en las poblaciones indígenas de Siberia.

Layrisse *et al.* (1976, 194:1137) mantienen que:

> El sistema antigénico HLA es probablemente la herramienta genética más importante para el análisis del polimorfismo genético de las poblaciones, así como para la determinación de los grupos étnicos que han contribuido en gran medida a su acervo genético.

Esta defensa del sistema HLA se lleva a cabo a pesar de sus numerosas limitaciones. En contraste con lo que ocurre en el sistema GM, los antígenos HLA no se encuentran limitados por la población, esto es, no hay ningún antígeno que se encuentre presente en una única población. Por tanto, la presencia de un antígeno determinado no denota una afinidad o un flujo genético a partir de una determinada población. En la mayoría de las poblaciones humanas, el sistema HLA sin un alelo dominante único aparece con unas frecuencias que varían entre un 1 y un 15 por ciento. No obstante, en las poblaciones amerindias existen unos cuantos antígenos específicos. Schanfield (1980) ha estudiado las frecuencias de los antígenos para los loci A y B en poblaciones esquimales y amerindias de América del Norte y de América del Sur. En los esquimales, los grupos más frecuentes eran el A9 y el B40, con unas frecuencias del 65 y 42 por ciento respectivamente. El antígeno A2 posee una frecuencia intermedia, mientras que una serie de antígenos, A1, A3, A10, A28, B5, B7 y B15 aparecen con frecuencias más bajas. Schanfield ha caracterizado a las poblaciones indias de América del Norte por sus altas frecuencias de A2 (51 por ciento), A9

(34 por ciento), B40 y B35 (22 por ciento). Los indios de América del Sur exhiben así mismo frecuencias altas de A2 y B40, mientras que los B15, B5 y A9 poseen frecuencias intermedias. Los genes A9, AW24, AW10 y AW16, relativamente comunes en las tribus de América del Sur, se presentan aproximadamente con las mismas frecuencias en las poblaciones asiáticas. Las tribus de América del Sur (warao, yanomama y makiritare) presentan la mayoría de los antígenos A y B descritos en las poblaciones asiáticas, con algunas excepciones (Layrisse *et al.*, 1976). Entre estas excepciones se encuentra el antígeno AW31, que se encuentra presente en los grupos de América del Sur pero no así en las poblaciones de Asia. Del mismo modo, la mayoría de los antígenos que se hallan presentes en los grupos asiáticos no aparecen en las poblaciones del Nuevo Mundo. Black *et al.* (1980a, b) han analizado los loci de HLA en 8 poblaciones indias de Brasil y Chile, concluyendo que existe una heterogeneidad limitada para este sistema, debido probablemente al aislamiento reproductivo. Los antígenos más comunes en estos grupos son: A2, A28, AW24, AW30, AW31 y AW32; B5, B15, B40, BW35 y BW39, y CW1, CW3 y CW4. Sorprendentemente, los alelos A9, AW10 y AW16 no se hallan presentes, a pesar de ser los alelos empleados para caracterizar a las poblaciones amerindias. La mayoría de los antígenos que se han encontrado en América del Sur, también han sido hallados en las poblaciones de Norteamérica. De igual modo, Hansen *et al.* (1986) han descrito un polimorfismo relativamente restringido para los antígenos A y B en los esquimales de Alaska, detectando la presencia de un 35 por ciento de especificidades para el locus A y de un 37 por ciento de especificidades posibles para el locus B. La comparación entre los yupik e inupik de Alaska han arrojado frecuencias para los antígenos del locus A del sistema HLA significativamente diferentes. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre los dos grupos lingüísticos para los loci B, C, D o DR.

Greenacre y Degos (1977) han intentado caracterizar la variabilidad en tres loci de HLA para 124 poblaciones empleando el análisis de correspondencias (que consta del análisis de componentes principales y de dimensionamiento múltiple). Este método separa claramente a los asiáticos, esquimales y amerindios de las poblaciones europeas, africanas y oceánicas, a lo largo del segundo eje. Más del 40 por ciento de la variación es absorbida por los dos ejes principales. Las poblaciones amerindias se separan del resto del mundo por las frecuencias de

BW16, BW35, BW21, A2, A9 y A28. Se hace patente pues, gracias a este análisis, que las poblaciones del Nuevo Mundo pueden distinguirse, a partir del sistema HLA, de todas las demás poblaciones menos de los grupos asiáticos. Las poblaciones de Asia comparten muchos alelos del sistema HLA con los esquimales, lo cual refleja sus estrechas uniones evolutivas.

Bodmer (1975), junto con otros autores, afirma que la relativa homogeneidad del sistema HLA en los amerindios se debe a una presión selectiva asociada con las enfermedades infecciosas. Esta presión debería reducir la heterogeneidad del HLA sin reducir la diversidad de otros marcadores. Ya que no se puede relacionar el sistema HLA con las enfermedades infecciosas y las pocas enfermedades genéticas, parece que la explicación más razonable para la restricción en la variabilidad del sistema HLA es el efecto fundador. Con toda probabilidad, los fundadores siberianos habrían introducido un espectro limitado de tipos de HLA (Black *et al.*, 1980). Sin embargo, Black y Salzano (1981) han demostrado un déficit significativo de individuos con haplotipos de HLA homocigotos en los indios del Amazonas. Este fenómeno ha sido descrito igualmente por Degos *et al.* (1974) en las poblaciones tuareg del Sahara. Dada la restringida variabilidad de los antígenos y de los haplotipos, así como la endogamia en los poblados, debería esperarse encontrar una homogeneidad extrema en este locus. En cambio, se encontró un 56 por ciento menos de individuos homocigotos de los que se esperaban estadísticamente. La migración podría explicar esta desviación, pero las reconstrucciones demográficas y familiares no muestran pruebas de una migración suficiente. Por lo tanto, en vez de cualquier otro tipo de razones, es más probable que los haplotipos heterocigotos de HLA posean alguna ventaja selectiva.

Polimorfismos de ADN

Con los recientes avances de la genética molecular en el estudio de los polimorfismos de los fragmentos de restricción (RFLP), la amplificación mediante la reacción de polimerización en cadena (PCR) y la secuenciación de nucleótidos, es posible examinar hoy en día directamente la variabilidad de la molécula de ADN. La mayor parte de la labor de investigación acerca de la variabilidad en la genética sanguínea

descrita anteriormente, se ocupaba de los polimorfismos de las proteínas, esto es, de los productos génicos. Hay dos tipos de ADN que ha sido investigado en la especie humana: ADN mitocondrial (ADNmt) y ADN nuclear. 1) El ADN mitocondrial es una molécula pequeña, circular, de 16,569 pares de nucleótidos (pn), situado en el citoplasma (Anderson *et al.*, 1981). El ADNmt se hereda por línea materna, por lo que no se recombina (Case y Wallace, 1981). Estas moléculas evolucionan por la acumulación de mutaciones en la línea materna (Brown *et al.*, 1979). Se cree que esta forma de ADN fija mutaciones en una tasa 10 veces más rápida que el ADN nuclear (Wallace *et al.*, 1987). Como consecuencia de este cambio evolutivo tan rápido, esta molécula permite el estudio de la separación de las poblaciones humanas, tales como los esquimales y los amerindios, que se separaron de los grupos siberianos hace unos miles de años. 2) El ADN nuclear ha sido analizado mediante métodos de restricción (RFLP). Bowcock *et al.* (1987) alegan la importancia de los fragmentos de restricción porque, 1) el número de marcadores es prácticamente inacabable y 2) pueden derivarse funciones biológicas. Así, después de examinar 47 marcadores de ADN nuclear en cinco poblaciones humanas demostraron que la variación entre las poblaciones (medida por la F_{st}) era altamente significativa. Flint *et al.* (1989) analizaron la capacidad de los minisatélites (loci variables altamente repetitivos en tandem) para discriminar entre las distintas poblaciones oceánicas, hallando que los polinesios tienen una considerable pérdida de diversidad genética, debido probablemente a los efectos del cuello de botella.

Kidd *et al.* (1991) abogan por el empleo del ADN nuclear en vez del ADNmt para llevar a cabo estudios evolutivos, señalando que: 1) el ADNmt no puede ser utilizado para estudiar la selección en genes específicos del núcleo; 2) existe una variabilidad genética mayor en el ADN nuclear, habiendo alrededor de 1.000 veces más genes que en la mitocondria y 3) la migración del varón no puede analizarse a través del ADNmt porque la sucesión genética en la mitocondria se efectúa por la línea materna.

En sus estudios acerca de la variabilidad del ADN nuclear en las poblaciones amerindias, Kidd y sus colegas examinaron un total de 37 sistemas de fragmentos de restricción en tres poblaciones nativas de América, dos tribus de la cuenca del Amazonas, en Brasil, y una población maya de Yucatán. 31 de los 37 fragmentos eran conocidos por

su polimorfismo en los individuos que poseían ascendencia europea. Así, todas las comparaciones de heterocigosis en estos grupos amerindios se efectuaban en relación a los europeos. Los resultados arrojaron una ligera reducción en el promedio de heterocigotos en las tres poblaciones en relación a los europeos. Algunos sistemas, como el locus REN (cortado por la restrictasa HindIII e identificado por la prueba hREN) se habían fijado en las dos poblaciones de la cuenca amazónica. De los 37 sistemas estudiados, casi el 7 por ciento se había fijado en el Nuevo Mundo y aproximadamente el 10 por ciento se había fijado en las tribus del Amazonas. Kidd *et al.* (1992) interpretan estas ligeras reducciones en la variabilidad genética (respecto a los grupos europeos) como una prueba de que los amerindios no han entrado en un cuello de botella demasiado estrecho, sugiriendo también, que con más loci y con mejor estimaciones de las fechas de llegada de los siberianos a Alaska, sería posible determinar el tamaño mínimo efectivo de la población (o poblaciones) fundadora.

Douglas Wallace y su equipo investigador han empleado algunos de los métodos de análisis del ADNmt para responder a las diversas cuestiones sobre el origen y el poblamiento del Nuevo Mundo. Así, han utilizado una serie de endonucleasas de restricción (HpaI, BamHI, HaeII, MspI, AvaII y HincII) para producir una serie de fenotipos de ADNmt (Wallace *et al.*, 1985). Sus análisis en el ADNmt de los indios pima y de los indios papago revelaron la existencia de un marcador distintivo, HincII morph-6, en el 42 por ciento de las muestras analizadas. Este fenotipo es observado en bajas frecuencias en el ADNmt de las poblaciones asiáticas, y su presencia en frecuencias altas en los amerindios se explica por el efecto fundador (Schurr *et al.*, 1990). Existe cierta controversia en relación al número de linajes maternos necesarios para dar cuenta de la variabilidad observada de haplotipos en las poblaciones actuales. En una primera aproximación, Schurr y sus colegas defendían la presencia de cuatro linajes diferentes: 1) marcador HincII morph-6 (– de 13.259 pn) / AluI (+ de 13,245 pn) –haplotipo AM10–, encontrado en los pima, maya y ticuna y, virtualmente, en todos los ADNmt; 2) la deleción intergénica asiática COII-tRNA^{Lys} (haplotipo AM2) encontrada en amerindios que carecen de HincII morph-6, que estaba ausente en el ADNmt de los ticuna; 3) polimorfismo HaeIII (+ de 663 pn) –haplotipo AM6–, encontrado por Rebecca Cann (1982) en chicanos y chinos, fue hallado en los pima, maya y

ticuna; 4) el AM1, se encuentra en todos los continentes, por lo que ha sido emplazado en el centro del árbol amerindio. La mayor parte de estos haplotipos pueden derivarse unos de otros por una acumulación secuencial de mutaciones, hecho que indujo a Wallace a afirmar que el origen de todos los amerindios provenía de un único antecesor (Wallace, comunicación personal). Paabo *et al.* (1988) basándose en un análisis del ADNmt de un cerebro indio de 7.000 años de antigüedad procedente de Florida, propusieron la existencia de otro linaje antecesor. No obstante, Schurr y sus colegas explican estos datos en términos de la pérdida de este haplotipo antecesor por parte de las tres tribus amerindias que habían estudiado. A medida que se van recogiendo datos adicionales de nuevas tribus, deberán resolverse algunas de estas ambigüedades.

Conclusión

Podemos concluir, a partir de la información presentada en este capítulo acerca de la variabilidad genética entre las poblaciones amerindias contemporáneas que: 1) constituyen una entidad distinguible, con una enorme variabilidad, de modo que las distintas reconstrucciones filogenéticas efectuadas por ordenador revelan que estas poblaciones del Nuevo Mundo forman distintos grupos; y 2) los amerindios y los esquimales descienden de los siberianos que atravesaron el estrecho de Bering, posiblemente varias veces.

Teniendo en cuenta la historia evolutiva de los pueblos nativos de América, no es sorprendente constatar la enorme variabilidad y las diversas fluctuaciones respecto a las frecuencias genéticas, intra e interpoblacional. Las poblaciones fundadoras deben haber sido un linaje pequeño y probablemente muy extendido, y no constituían un subconjunto de los grupos antecesores. Por tanto, estos grupos se hallaban sujetos a procesos estocásticos sobre la mayoría de sus loci, y la selección natural debe de haber sido de considerable magnitud antes de que su acción pudiera discernirse. Así, existen pocos patrones de distribución definidos en las poblaciones del Nuevo Mundo, y allí donde pueden enunciarse, los movimientos poblacionales y los eventos históricos únicos se presentan como explicaciones más probables. En América del Sur, las fluctuaciones de las frecuencias genéticas entre pequeños gru-

pos es especialmente espectacular, con un número de loci que muestran alelos comunes fijados en el genoma o una preponderancia de genes familiares o poco frecuentes.

Salzano (1968) ha demostrado el amplio grado de variabilidad intra-tribal en los indios de América del Sur, poniendo mucho cuidado en eliminar aquellas muestras sospechosas debido al cruzamiento y a los errores de laboratorio. Así, las variaciones de frecuencia para los sistemas P, M, RH*R2, FY*A y JK*A son extremadamente grandes, aproximándose a las frecuencias medias de la población mundial. Algunos de los sistemas eran monomórficos, como K, LU*A y LE*A. Las variaciones intra-tribales observadas no son tan grandes como la variación inter-tribal en los grupos de América del Sur, si bien para los siete grupos caingang y los tres xavante descritos por Salzano, la variabilidad es sorprendentemente grande.

Bibliografía citada

T.I. Alekseyeva, V.P. Alekseyev, V.A. Spitsyn, O.B. Krukovskaya, S.B. Boeva y O.V. Irissova, «Enzymes and other blood proteins and differentiation of the populations of Northeastern Asia (some results of geneticio-anthropological investigations)», *Voprosi Antropologii*, 58, 1978, pp. 3-19, en ruso.

F.H. Allen, L.K. Diamond y B. Niedziela, «A new blood-group antigen», *Nature*, 167, 1951, p. 482.

M. Allison, A. Hossaini, J. Munizaga y R. Fung, «AB0 blood groups in Chilean and Peruvian mummies», *American Journal of Physical Anthropology*, 44, 1978, pp. 55-62.

S. Anderson, A.T. Bankier, B.G. Barrell, M.H.L. de Bruijn, A.R. Coulson, J. Drouin, I.C. Eperon, D.P. Nierlich, B.A. Roe, F. Sanger, P.H. Schreier, A.J.H. Smith, R. Staden y I.G. Young, «Sequence and organization of the human mitochondrial genome», *Nature*, 290, 1981, pp. 457-474.

T. Arends y M.L. Gallango, «Aloalbuminemia: Su distribución en Poblaciones Venezolanas», *Acta Científica Venezolana*, 22, 1972, pp. 191-195.

T. Arends, L. Weitkamp, R. Gallango, J.V. Neel y J. Schultz, «Gene frequencies and microdifferentiation among the Makiritare Indians. II. Seven serum protein systems», *American Journal of Human Genetics*, 22, 1970, pp. 526-532.

K. Altland, R. Bucher, T.W. Kim, H. Busch, C. Brockelmann y H.W. Goedde, «Population genetics studies on pseudocholinesterase polymorphism in Germany, Czechoslovakia, Finland and among Lapps», *Humangenetik*, 8, 1969, pp. 158-161.

J.E. Bark, M.J. Harris y M. Firth, «Typing of the common phosphoglucomutase variants using isoelectric focusing. A new interpretation of the phosphoglucomutase system», *Journal of the Forensic Science Society*, 16, 1976, p. 115.

R. Barrantes, P.E. Smouse, J.V. Neel, H.W. Mohrenweiser y H. Gershowitz, «Migration and genetic infrastructure of the Central American Guaymi and their affinities with other tribal groups», *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 1982, pp. 201-214.

J.E. Bernal, S.S. Papiha, G. Keyeux, J.S. Lanchbury y G. Mauff, «Compliment polymorphism in Colombia», *Annals of Human Biology*, 12, 1985, pp. 261-265.

F. Bernstein, «Ergebnisse einer Biostatistischen Zusammenfassenden Betrachtung uber die Erblichen Blutstrukturen des Menschen», *Klinische Wochenschrift*, 3, 1924, pp. 1495-1497.

W.B. Bias y B.R. Migeon, «Haptoglobin: A locus on the D_1 chromosome?», *American Journal of Human Genetics*, 19, 1967, p. 393.

F.L. Black y F.M. Salzano, «Evidence for heterosis in the HLA system», *American Journal of Human Genetics*, 33, 1981, pp. 894-899.

F.L. Black, L.L. Berman y Y. Gabbay, «HLA antigens in South American Indians», *Tissue Antigens*, 16, 1980a, pp. 368-376.

F.L. Black, F.M. Salzano, Z. Layrisse, M.H.L.P. Franco, N.S. Harris y T. Weimer, «Restriction and persistence of polymorphisms of HLA and other blood genetic traits in the Parakana Indians of Brazil», *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 1980b, pp. 119-132.

F.L. Black, S.E.B. Santos, F.M. Salzano, S.M. Callegari-Jacques, T.A. Weimer, M.H.L.P. Franco, M.H. Hutz, T. Rieger, R.R. Kubo, M.A. Mestriner y J.P. Pandey, «Genetic variation within the Tupi linguistic group: New data on three Amazonian tribes», *Annals of Human Biology*, 15, 1988, pp. 337-351.

W.F. Bodmer, «Evolution of HL-A and other major histocompatibility systems», *Genetics*, 79, 1975, pp. 293-304.

A.M. Bowcock, C. Bucci, J.M. Hebert, J.R. Kidd, K.K. Kidd, J.S. Friedlaender y L.L. Cavalli-Sforza, «Study of 47 DNA markers in five populations from four continents», *Gene Geography*, 1, 1987, pp. 47-64.

W. Boyd, *Genetics and the Races of Man*, Little, Brown and Co., Boston, 1952.

W. Boyd y L. Boyd, «Blood grouping test on 300 mummies», *Jornal of Immunology*, 32, 1937, pp. 307-319.

W.M. Brown, E.M. Prager, A. Wang y A.C. Wilson, «Rapid evolution of animal mitochondrial DNA», *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 76, 1979, pp. 1967-1971.

A.M. Brues, «Strochastic tests of selection in the AB0 blood groups», *American Journal of Physical Anthropology*, 21, 1963, pp. 287-299.

R.L. Cann, *The Evolution of Human Mitochondrial DNA*, tesis doctoral, Universidad de California, Berkeley, 1982.

J.T. Case y D.C. Wallace, «Maternal inheritance of mitochondrial DNA polymorphisms in cultured human fibroblasts», *Somatic Cell Genetics*, 7, 1981, pp. 103-108.

A.F. Coca y O. Deibert, «A study of the occurence of the blood groups among the American Indians», *Journal of Immunology*, 8, 1923, pp. 487-491.

J. Constans, S. Hazout, R.M. Garruto, D.C. Gajdusek y E.K. Spees, «Population distribution of the human vitamin D binding protein: Anthropological considerations», *American Journal of Physical Anthropology*, 68, 1985, pp. 107-122.

J. Constans, F.M. Salzano y F.L. Black, «Gc subtypes: New data and distribution comparisons with HLA in Amerindians», *International Journal of Anthropology*, 3, 1988, pp. 9-17.

P.A. Corcoran, F.H. Allen, A.C. Allison y B.S. Blumberg, «Blood groups of Alaskan Eskimos and Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 17, 1959, pp. 187-193.

M.S. Córdoba, R. Lisker y A. Loria, «Studies on serveral genetic hematological traits of the Mexican population. II. Distribution of blood group antigens in twelve Indian tribes», *American Journal of Physical Anthropology*, 26, 1967, pp. 55-66.

C.M. Corvello, M. Franco, F.M. Salzano, F.L. Black y S.E. Santos, «GC polymorphism investigated by isoelectric focusing: A study in South American Indians», *Rev. Brasil. Genet*, 12, 1989, pp. 133-143.

M.H. Crawford, *Re-examination of the Taxonomy and Phylogeny of the Hominoidea Based Upon Experimental Data*, ponencia de tesis doctoral sin publicar. Universidad de Washington, Seattle, 1967.

M.H. Crawford y V. Bach Encisco, 1982, *op. cit.*

M.H. Crawford, D.D. Dykes, K. Skradsky y H.F. Polesky, «Blood group, serum protein, and red cell enzyme polymorphisms, and ad-mixture among the Black Caribs and Croeles of Central America and the Caribbean», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 3, *Black Caribs*, ed. M.H. Crawford, Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 303-333.

M.H. Crawford, W.C. Leyshon, K. Brown, F. Lees y R.S. Johnson, «Human biology of Tlaxcala: I. Blood group, serum, red cell frequencies, and genetic distances of the Indian populations of Mexico», *American Journal of Physical Anthropology*, 42, 1974, pp. 1-18.

M.H. Crawford, J.H. Mielke, E.J. Devor, D.D. Dykes y H.F. Polesky, 1981, *op. cit.*

M. Cutbush, P.L. Mollison y D.M. Parkin, «A new human blood group», *Nature*, 165, 1950, p. 188.

A.A. Decastello y A. Sturli, «Ueber die isoagglutinine im serum gesunder und kranker menschen», *Munchener Medizinische Wochenschrift*, 49, 1902, pp. 1090-1095.

L. Degos, J. Colombani, A. Chaventre, B. Bengston y A. Jacquard, «Selective pressure on HLA polymorphism», *Nature*, 249, 1974, pp. 62-63.

W.J. Dewey y J.D. Mann, «Xg blood group frequencies in some further populations», *Journal of Medical Genetics*, 4, 1967, pp. 12-15.

H.F. Dobyns, 1966, *op. cit.*

D.D. Dykes, M.H. Crawford y H.F. Polesky, «Population distribution in North and Central America of PGM1 and Gc subtypes as determined by isoelectric focusing (IEF)», *American Journal of Physical Anthropology*, 62, 1983, pp. 137-145.

D.D. Dykes, H.F. Polesky y M.H. Crawford, «Properdin factor B (Bf) distribution in North and Central American populations», *Electrophoresis*, 2, 1981, pp. 320-323.

D.D. Dykes y H.F. Polesky, «Review of isoelectric focusing for Gc, PGM_1, Tf, and Pi subtypes: Population distributions», *CRC Critical Reviews in Clinical Laboratory Sciences*, 20, 1984, pp. 115-151.

R.E. Ferrell, T. Bertin, R. Young, S.A. Barton, F. Murillo y W.J. Schull, «The Ayamara of western Bolivia. IV. Gene frequencies for eight blood groups and 19 protein and erythrocyte enzyme systems», *American Journal of Human Genetics*, 30, 1978, pp. 539-549.

R.E. Ferrell, R. Chakraborty, H. Gershowitz, W.S. Laughlin y W.J. Schull, «The St. Lawrence Island Eskimos: Genetic variation and genetic distance», *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 1981, pp. 351-358.

L.L. Field, J.P. Gofton y T.D. Kinsella, «Inmunoglobulin (GM and KM) allotypes and relation to population history in native peoples of British Columbia: Haida and Bella Coola», *American Journal of Physical Anthropology*, 76, 1988, pp. 155-164.

R.A. Fildes y C.W. Parr, «Human red cell phosphogluconate dehydrogenase», *Nature*, 200, 1963, pp. 890.

W. Fitch y J.V. Neel, «Phylogenetic relationships of some Indian tribes of Central and South America», *American Journal of Human Genetics*, 21, 1969, pp. 384-394.

J. Flint, A.J. Boyce, J.J. Martinson y J.B. Clegg, «Population bottlenecks in Polynesia revealed by minisatellites», *Human Genetics*, 83, 1989, pp. 256-263.

M.L. Gallango y R. Suinaga, «Uridine monophosphate kinase polymorphism in two Venezuelan population», *American Journal of Human Genetics*, 30, 1978, pp. 315-218.

R. Geerdink, L.E. Nijenhuis, E. Van Loghem y E.L.F. Sjoe, «Blood groups and immunoglobulin groups in Trio and Wajana Indians from Surinam», *American Journal of Human Genetics*, 26, 1974, pp. 581-587.

H. Gershowitz y J.V. Neel, «The immunoglobulin allotypes (Gm and Km) of twelve Indian tribes of Central and South America», *American Journal of Physical Anthropology*, 49, 1978, pp. 289-302.

E.R. Giblett, «Js, a "new" blood group antigen found in Negroes», *Nature*, 181, 1958, pp. 1221-1222.

E.R. Giblett, *Genetic Markers in Human Blood*, Blackwell, Oxford, 1969.

E.R. Giblett, J.E. Anderson, S.-H. Cheng, Y.-S. Teng y F. Cohen, «Uridine monophosphate kinase: A new genetic polymorphism with possible clinical implications», *American Journal of Human Genetics*, 26, 1974, pp. 627-635.

H.W. Goedde, H.-G. Benkmann, D.P. Agarwal y A. Kroeger, «Genetic studies in Ecuador: Acetylator phenotypes, red cell enzyme and serum protein polymorphisms of Shuara Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 47, 1977, pp. 419-426.

H.W. Goedde, F. Rothhammer, H.-G. Benkmann y P. Bogdanski, «Ecogenetic studies in Atacameno Indians», *Human Genetics*, 67, 1984, pp. 343-346.

M.J. Greenacre y L. Degos, «Correspondence analysis of HLA gene frequency data from 124 population samples», *American Journal of Human Genetics*, 29, 1977, pp. 60-75.

H. Gurtler, *Personal communication*. Cited from A.E. Mourant, A.C. Kopec y K. Domaniewska-Sobczak, 1976, *op. cit.*

B.B. Gutsche, E.M. Scott y R.C. Wright, «Hereditary deficiency of pseudocholinesterase in Eskimos», *Nature*, 215, 1967, pp. 322-323.

E.J.C. Haas, F.M. Salzano, H.A. Araujo, F. Grossman, A. Barbetti, T.A. Weimer, M.H. Franco, L. Verruno, O. Nasif, V.H. Morales y R. Arienti, «HLA antigens and other genetic markers in the Mapuche Indians of Argentina», *Human Heredity*, 35, 1985, pp. 306-313.

J.A. Hansen, A.P. Lanier, B. Nísperos, E. Mickelson y S. Dahlberg, «The HLA system in Inupiat and Central Yupik Alaskan Eskimos», *Human Immunology*, 16, 1986, pp. 315-328.

H. Harris, D.A. Hopkinson, J.E. Luffman y S. Rapley, «Electrophoretic variation in erythrocyte enzymes», *Genetically Determined Abnormalities of Red Cell Metabolism*, Grune and Stratton, Nueva York, 1968.

H. Harris, D.A. Hopkinson y E.B. Robson, «Two-dimensional electrophoresis of pseudocholinesterase components in normal human serum», *Nature*, 196, 1962, pp. 1296.

H. Harris, D.A. Hopkinson, E.B. Robson y M. Whittaker, «Genetical studies on a new variant of pseudocholinesterase detected by electrophoresis», *Annals of Human Genetics*, 26, 1963, pp. 359-373.

J. Hirschfeld, «Immunoelectrophoretic demonstration of qualitative differences in normal human sera and their relation to the haptoglobins», *Acta Path. Microbiol. Scand.*, 47, 1959, p. 160.

J. Hirschfeld, B. Jonsson y M. Rasmuson, «Inheritance of a new group-specific system demonstrated in normal human sera by means of immunoelectrophoretic technique», *Nature*, 158, 1960, p. 123.

D.A. Hopkinson, M.A. Mestriner, J. Cortner y H. Harris, «Esterase D: A new human polymorphism», *Annals of Human Genetics*, 37, 1973, pp. 119-137.

D.A. Hopkinson, N. Spencer y H. Harris, «Red cell acid phosphatase variants: A new human polymorphism», *Nature*, 199, 1963, pp. 969-971.

E.W. Ikin, A.E. Mourant, H.J. Pettenkofer y G. Blumenthal, «Discovery of the expected haemagglutinin, anti-Fyb», *Nature*, 168, 1951, p. 1077.

J. Javid, «Haptoglobin 2-1 Bellevue, a haptoglobin beta chain mutant», *Actas de la National Academy of Science USA*, 57, 1967, p. 920.

M.F. Jayle y J. Moretti, «Haptoglobin: Biochemical, genetic and physiopathological aspects», *Progress in Hematology*, vol. 3, eds. C.V. Moore and E.B. Brown, Grune & Stratton, Nueva York, 1962, p. 342.

T. Jenkins, «Genetic Polymorphisms of Man in Southern Africa», *M.D. Thesis*, Universidad de Londres, 1972.

M.J. Johnson, D.C. Wallace, S.D. Ferris, M.C. Rattazzi y L.L. Cavalli-Sforza, «Radiation of human mitochondria DNA types analyzed by restriction endonuclease cleavage patterns», *Journal of Molecular Evolution*, 19, 1983, pp. 255-271.

F.E. Johnston, O. Alarcon, F. Benedict, M. Dary, M. Galbraith y P. Gindhart, «Albumin Mexico (A1Me) in the Guatemalan Highlands», *American Journal of Physical Anthropology*, 38, 1973, pp. 27-30.

F.E. Johnston, B.S. Blumberg, S. Agarwal, L. Melartin y T.A. Burch, «Alloalbuminemia in Southwestern U.S. Indians: Polymorphism of albumin Naskapi and albumin Mexico», *Human Biology*, 41, 169, pp. 263-270.

T.M. Karaphet, R.I. Sukernik, L.P. Osipova y Y.B. Simchenko, «Blood groups, serum proteins and red cell enzymes in the Ngansans (Tavghi) - Reindeer hunters from Taimir Peninsula», *American Journal of Physical Anthropology*, 56, 1981, pp. 139-145.

G.W. Karp y H.E. Sutton, «Some new phenotypes of human red cell acid phosphatase», *American Journal of Human Genetics*, 19, 1967, pp. 54-62.

D.O. Kasprisin, M. Crow, C. McClintock y J. Lawson, «Blood types of the native Americans of Oklahoma», *American Journal of Physical Anthropology*, 73, 1987, pp. 1-7.

J.R. Kidd, F.L. Black, K.M. Weiss, I. Balazs y K.K. Kidd, «Studies of three Amerindian populations using nuclear DNA polymorphisms», *Human Biology*, 63, 1991, pp. 775-794.

A. Kroeber, 1939, *op. cit.*

K. Landsteiner y P. Levine, «A new agglutinable factor differentiating individual human bloods», *Actas de la Society of Experimental Biology*, 24, 1927, pp. 600-602.

K. Landsteiner y P. Levine, «Further observations on individual difference of human blood», *Actas de la Society of Experimental Biology*, 24, 1927, pp. 941-942

K. Landsteiner y P. Levine, «On the inheritance and racial distribution of agglutinable properties of human blood», *Journal of Immunology*, 18, 1930, pp. 87-94.

K. Landsteiner y A.S. Weiner, «An agglutinable factor in human blood recognized by immune sera for rhesus blood», *Actas de la Society of Experimental Biology*, 43, 1940, p. 223.

M. Lampl y B.S. Blumberg, 1979, *op. cit.*

M. Layrisse, «Biological subdivisions of the Indian on the basis of genetic traits», *Biomedical Challenges Presented by the American Indian, Pan American Health Organization*, pp. 35-39.

M. Layrisse, T. Arends y R. Domínguez Sisco, «Nuevo grupo sanguíneo encontrado en descendientes de Indios», *Acta Médica Venezolana*, 3, 1955, pp. 132-138.

Z. Layrisse, M. Layrisse, J.D. Heined y J. Wilbert, «The histocompatibility system in the Warao Indians of Venezuela», *Science*, 194, 1976, pp. 1135-1138.

R. Lisker, G. Zarate y E. Rodríguez, «Studies on several hematological traits of the Mexican population. IV. Serum polymorphisms in several Indian tribes», *American Journal of Physical Anthropology*, 27, 1967, pp. 27-32.

E. Llop y F. Rothhammer, «A note on the presence of blood groups A and B in pre-Columbian South America», *American Journal of Physical Anthropology*, 75, 1988, pp. 107-111.

L. Lucciola, H. Kaita, J. Anderson y S. Emery, «The blood groups and red cell enzymes of a sample of Cree Indians», *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 16, 1974, pp. 691-695.

P.A. Majumder, W.S. Laughlin y R.E. Ferrell, «Genetic variation in the Aleuts of the Pribilof Islands and the Eskimos of Kodiak Island», *American Journal of Physical Anthropology*, 76, 1988, pp. 481-488.

G.A. Matson, «Distribution of blood groups in Mexico and Central America», *Handbook of Middle American Indians*, vol. 9, ed. T.D. Stewart, Universidad de Texas, Austin, 1972, pp. 105-147.

G.A. Matson y H.F. Schrader, «Blood grouping among Blackfeet and Blood tribes of American Indians», *Journal of Immunology*, 25, 1933, pp. 155-163.

P.J. McAlpine y S.H. Chen, D.W. Cox, J.B. Dossetor, E. Giblett, A.G. Steinberg y N.E. Simpson, «Genetic markers in blood in a Canadian Eskimo population with a comparison of allele frequencies in circumpolar populations», *Human Heredity*, 24, 1974, pp. 114-142.

L. Melartin y B. Blumberg, «Albumin Naskapi: A new variant of serum albumin», *Science*, 153, 1966, pp. 1664-1666.

L. Melartin y B. Blumberg, «Inherited variants of human serum albumin», *Clinical Research*, 14, 1966, p. 482.

M.A. Mestriner, A.L. Simoes y F.M. Salzano, «New studies on the Esterase D polymorphism in South American Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 1980, pp. 95-101.

A.G. Motulsky y A. Morrow, «Atypical cholinesterase gene E^1a: Rarity in Negros and most orientals», *Science*, 159, 1968, pp. 202-204.

A.E. Mourant, A.C. Kopec y K. Domaniewska-Sobczak, «The distribution of the Human Blood Groups» Oxford University Press, Londres, 1976.

A.E. Mourant, D. Tills y K. Domaniewska-Sobczak, «Sunshine and the geographical distribution of the alleles of Gc system of plasma proteins», *Human Genetics*, 33, 1976, pp. 307-314.

J.V. Neel, H. Gershowitz, R.S. Spielman, E.C. Migliazzi, F. Salzano y W.J. Oliver, «Genetic studies of the Macushi and Wapishana Indians. II. Data on 12 genetic polymorphism of the red cell and serum proteins: Gene flow between the tribes», *Human Genetics*, 37, 1977, pp. 207-219.

M.T. Newman, 1960, *op. cit.*

J.D. Niswander, K.S. Brown, B.Y. Iba, W.C. Leyshon y P.L. Workman, «Population studies on Southwestern Indian tribes. I. History, culture and genetics of the Papago», *American Journal of Human Genetics*, 23, 1970, pp. 7-23.

T.M. Overfield, *Investigation of an Unusually High Frequency of the Silent Allele of Pseudocholinesterase in Southwestern Alaskan Eskimos*, alocución de tesis doctoral sin publicar, Universidad de Colorado, Boulder, 1975.

S. Paabo, K. Dew, B.S. Frazier y R.H. Ward, «Mitochondrial evolution and the peopling of the Americas», *American Journal of Physical Anthropology*, 81, 1990, p. 277.

G. Plaut, E.W. Ikin, A.E. Mourant, R. Sanger y R.R. Race, «A new blood-group antibody, anti-Jka», *Nature*, 171, 1953, p. 431.

M. Polonovski y M.F. Jayle, «Existence dans le plasma sanguin d'une substance activant l'action peroxydasique de l'hemoglobine», *C.r. Soc. Biol.*, 129, 1938, p. 457.

M. Polonovski y M.F. Jayle, «Sur la preparation d'une nouvelle fraction des proteines plasmatiques, l'haptoglobine», *C.r. acad. Sci.*, 211, 1940, p. 517.

O.L. Posukh, V.P. Wiebe, R.I. Sukernik, L.P. Osipova, T.M. Karaphet y M.S. Schanfield, «Genetic study of the Evens, an ancient human population of Eastern Siberia», *Human Biology*, 62, 1990, pp. 457-465.

H. Rodrígez, E.D. Rodríguez, A. Loria y R. Lisker, «Studies on several genetic hematological traits of the Mexican population. V. Distribution of blood group antigens in Nahuas, Yaquis, Tarahumaras, Tarascos and Mixtecos», *Human Biology*, 35, 1963, pp. 350-360.

D.A. Rokala, H.F. Polesky y G.A. Matson, «The genetic composition of reservation populations: The Blackfeet reservation, Montana, U.S.A.», *Human Biology*, 49, 1977, pp. 19-29.

A.K. Roychoudhury y M. Nei, *Human Polymorphic Genes*, World Distribution, Oxford University Press, Oxford, 1988.

Y.G. Rychkov, I. Perevozchykov, V.A. Sheremetyeva y T.V. Volkova, «On the population genetics of the native people of the Siberian Eastern Sayans», *Voprosi Antropologii*, 31, 1969, 3-32, en ruso.

Y.G. Rychkov y V.A. Sheremetyeva, «The genetic process in the system of ancient human isolates in North Asia», *Population Structure and Human Variation*, ed. G.A. Harrison, Cambridge University Press, Londres, 1977, pp. 47-108.

F.M. Salzano, «Intra- and inter-tribal genetic variability in South American Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 28, 1968, pp. 183-190.

F.M. Salzano, F.L. Black, S.M. Callegari-Jacques, S.E.B. Santos, T.A. Weimer, M.A. Mestringer, R.R. Kubo, J.P. Pandey y M.H. Hutz, «Blood genetic systems in four Amazonian tribes», *American Journal of Physical Anthropology*, 85, 1991, pp. 51-60.

F.M. Salzano, H. Gershowitz, H. Mohrenweiser, J.V. Neel, P.E. Smouse, M.A. Mestriner, T.A. Weimer, M.H.L.P. Franco, A.L. Simoes, J. Constans, A.E. Oliveira y M.J.M. Freitas, «Gene flow across the tribal barriers and its effect among the Amazonian Icana river Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 69, 1986, pp. 3-14.

F.M. Salzano, A.G. Steinberg y M.A. Tepfenhart, «Gm and Inv allotypes of Brazilian Cayapo Indians», *American Journal of Human Genetics*, 25, 1967, pp. 167-177.

R. Sanger y R.R. Race, «The MNSs blood group system», *American Journal of Human Genetics*, 3, 1951, pp. 332-343.

R. Sanger, R.R. Race y J. Jack, «The Duffy blood groups of New York Negroes: The phenotype Fy(a-b-)», *British Journal of Haematology*, 1, 1955, pp. 370-374.

M.S. Schanfield, 1980, *op. cit.*

M.S. Schanfield, «Immunoglobulin haplotypes in Tlaxcaltecan and other populations», *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology and Genetics*, ed. M.H. Crawford, Universidad de Kansas, *Publications in Anthropology* 7, Lawrence, Ks., 1976, pp. 150-154.

M.S. Schanfield, T.E. Alexeyeva, y M.H. Crawford, «Studies on the immunoglobulin allotypes of Asiatic populations VIII. Immunoglobulin allotypes among the Touvinians of the U.S.S.R.», *Human Heredity*, 30, 1980, pp. 343-349.

M.S. Schanfield, H.H. Fudenberg, M.H. Crawford y K.R. Turner, «The distribution of immunoglobulin allotypes in two Tlaxcaltecan populations», *Annals of Human Biology*, 5, 1978, pp. 577-590.

M.S. Schanfield, M.H. Crawford, J.B. Dossetor y H. Gershowitz, 1990, *op. cit.*

L.M. Schell y B.S. Blumberg, «The genetics of human serum albumin», *Albumin Structure, Function and Uses*, eds. V. Rosenoer, M. Oratz y M.A. Rothschild, Pergamon Press, Nueva York, pp. 113-141.

P.G. Scheurlen, «Uber serumeiweissveranderungen beim Diabetes Mellitus», *Klin. Wschr.*, 33, 1955, pp. 198-205.

T.G. Schurr, S.W. Ballinger, Y.Y. Gan, J.A. Hodge, D.A. Merriwether, D.N. Lawrence, W.C. Knowler, K.M. Weiss y D.C. Wallace, 1990, *op. cit.*

E.M. Scott, «Inheritance of two types of deficiencey of human serum cholinesterase», *Annals of Human Genetics*, 37, 1973, pp. 139-143.

E.M. Scott y R.C. Wright, «Genetic diversity of Central Yupik Eskimos», *Human Biology*, 55, 1983, pp. 409-415.

J.J. Scheidegger, E. Martin y G. Riotton, «L'apparition des diverses composantes antigeniques du serum au cours du developpement foetal», *Schwiz Med. Wschr.*, 86, 1956, p. 224.

A.L. Simoes, J. Kompf, H. Ritter, C. Luckenbach, Z. Zischler y F.M. Salzano, «Electrophoretic and isoelectric focusing studies in Brazilian Indians: Data on four systems», *Human Biology*, 61, 1989, pp. 427-438.

N.E. Simpson, «Genetics of esterase in man», *Annals of the New York Academy of Sciences*, 151, 1968, pp. 699-709.

O. Smithies, «Zone electrophoresis in starch gels: Group variations in the serum proteins of normal human adults», *Biochemistry Journal*, 61, 1955, p. 629.

O. Smithies, «Variations in human serum beta-globulins», *Nature*, 180, 1957, p. 1482.

O. Smithies y N.F. Walker, «Notation for serum protein gropus and the genes controlling their inheritance», *Nature*, 178, 1956, p. 694.

N. Spencer, D.A. Hopkinson y H. Harris, «Phosphoglucomutase polymorphism in man», *Nature*, 204, 1964, pp. 742-745.

V.A. Spitsyn, «Human Biochemical Polymorphism. Anthropological Aspects», Moscú Universidad, Moscú, 1985, en ruso.

V.A. Spitsyn, «Transferrins: A study of serum factors in Siberia», *Voprosi Antropologii*, 41, 1972, pp. 36-47, en ruso.

A.G. Steinberg, M.S. Cordova y R. Lisker, «Studies on several hematologic traits of Mexicans. XV. The Gm allotypes of some Indian tribes», *American Journal of Human Genetics*, 19, 1967, pp. 747-756.

A.G. Steinberg, A. Tillikainen, M.-R. Eskola y A.W. Eriksson, «Gamma globulin allotypes in Finnish Lapps, Finns, Aland Islanders, Maris (Cheremis), and Greenland Eskimos», *American Journal of Human Genetics*, 26, 1974, pp. 223-243.

R.I. Sukernik, T.M. Karaphet y L.P. Osipova, «Distribution of blood groups, serum markers and red cell enzymes in two human populations from northern Siberia», *Human Heridity*, 28, 1978, pp. 321-327.

R.I. Sukernik, S.V. Lemza, T.M. Karaphet y L.P. Osipova, «Reindeer Chukchi and Siberian Eskimos: Studies on blood groups, serum proteins, and red cell enzymes with regard to genetic heterogeneity», *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 1981, pp. 121-129.

R.I. Sukernik y L.P. Osipova, «Gm and Km immunoglobulin allotypes in Reindeer Chukchi and Siberian Eskimos», *Human Genetics*, 61, 1982, pp. 148-153.

R.I. Sukernik, L.P. Osipova, T.M. Karaphet y T.A. Abanina, «Studies on blood groups and other genetic markers in Forest Nentzi: Variation among subpopulations», *Human Genetics*, 55, 1980, pp. 397-404.

R.I. Sukernik, L.P. Osipova, T.M. Karaphet, V. Vibe y G.A. Kirpichnikov, «Genetic and ecological studies of aboriginal inhabitants of northeastern Siberia. I. Gm haplotype and their frequencies in ten Chukchi populations. Genetic structure of reindeer Chukchi», *Genetika*, 22, 1986, pp. 2361-2368.

R.I. Sukernik, V. Vibe, T.M. Karaphet, L.P. Osipova y G.A. Kirpichnikov, «Genetic and ecological studies of aboriginal inhabitants of North-Eastern Siberia. II. Polymorphic blood systems in Asiatic Eskimos», *Genetika*, 22, 1986, pp. 2369-2380.

E.J.E. Szathmary, «Dogreb Indian of the Northwest Territories, Canada: Genetic diversity and genetic relationship among subarctic Indians», *Annals of Human Biology*, 10, 1983, pp. 147-162.

E.J.E. Szathmary, «Genetic markers in Siberian and North American Populations», *Yearbook of Physical Anthropology*, 24, 1981, pp. 37-73.

E.J.E. Szathmary, D.W. Cox, H. Gershowitz, D.L. Ruchnagel, M.S. Schanfield, «The Northern and Southeastern Ojibwa: Serum proteins and red cell enzyme systems», *American Journal of Physical Anthropology*, 40, 1974, pp. 49-66.

E.J.E. Szathmary, J.F. Mohn, H. Gershowitz, R.M. Lambert y T.E. Reed, «The Northern and Southeastern Ojibwa: Blood group systems and the cause of genetic divergence», *Human Biology*, 47, 1975, pp. 351-368.

F.P. Thieme y C.M. Otten, «The unreliability of blood typing aged bone», *American Journal of Phys. Anthropology*, 15, 1957, pp. 387-397.

P.R. Thompson, D.M. Childers y D.E. Hatcher, «Anti-Di^b — first and second examples», *Vox Sanguinus*, 13, 1967, pp. 314-318.

J.H. Turner, M.H. Crawford y W.C. Leyshon, «Phenotypic karyotypic localization of the human Rh-locus on chromosome 1», *Journal of Heredity*, 66, 1975, pp. 97-99.

E. Van Loghem, «Stability of Gm polymorphism», *Human, Antihuman Gammaglobulins*, eds. R. Grubb and G. Samuelson, Pergamon Press, Oxford y Nueva York, pp. 29-37.

D.C. Wallace, K. Garrison y W.C. Knowler, «Dramatic founder effects in Amerindian mitochondrial DNAs», *American Journal of Physical Anthropology*, 68, 1985, pp. 149-155.

D.C. Wallace, J. Ye, S.N. Neckelmann, G. Singh, K.A. Webster y B.D. Greenberg, «Sequence analysis of cDNAs for the human and bovine ATP synthase beta subunit: Mitochondrial genes sustain seventeen times more mutations», *Current Genetics*, 12, 1987, pp. 81-90.

R.J. Walsh y C. Montgomery, «A new human isoagglutinin subdividing the MN blood groups», *Nature*, 160, 1947, p. 504.

L.R. Weitkamp, T. Arends, M.L. Gallango, J.V. Neel, J. Schultz y D.C. Schreffler, «The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. III. Seven serum protein systems», *Annals of Human Genetics*, 35, 1972, pp. 271-279.

R.J. Wieme, «Albumindoppelzacken als verebbare bluteiweissanomalie», *Schweiz. Medi. Wschr.*, 89, 1959, pp. 150-152.

R.J. Wieme, «On the presence of two albumins in certain normal human sera and its genetic determination», *Protides of the Biological Fluids. Proceedings of the Ninth Colloquium*, Bruges, 1961, ed. H. Peeters, Elsevier, Nueva York, 1962, pp. 221-274.

R.C. Williams, A.G. Steinberg, H. Gershowitz, P.H. Bennett, W.C. Knowler, D.J. Pettitt, W.J. Butler, R.Baird, L. Dowda-Rea, T.A. Burch, H.G. Morse y D.G. Smith, «GM allotypes in native Americans: Evidence for three distinct migrations across the Bering land bridge», *American Journal of Physical Anthropology*, 66, 1985, pp. 1-19.

P.L. Workman, J.D. Niswander, K.S. Brown y W.C. Leyshon, «Population studies on southwestern Indian tribes. IV. The Zuni», *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 1974, pp. 119-132.

Capítulo V

ESTRUCTURA POBLACIONAL DE LOS NATIVOS AMERICANOS

Introducción

Existen numerosas definiciones de la estructura de una población. Algunas de ellas se refieren a la relación entre las partes que constituyen una población, como los genes, los genotipos, fenotipos y grupos de individuos (Workman y Jorde, 1979). Por su parte, Schull y MacCluer (1968) incluyen dentro de la definición todos los atributos o parámetros espacio-temporales de una población (como geográficos, culturales, demográficos y sociales). Otros autores, tratan la estructura de una población contrastando el concepto de poblaciones ideales (con propiedades tales como la panmixis, tamaño infinito, iguales contribuciones genéticas) con las características de las poblaciones reales (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971). Este último enfoque procede de los trabajos pioneros de Sewall Wright, quien desarrollo gran parte del edificio teórico que relaciona el apareamiento no aleatorio con tamaños poblacionales finitos. En el presente capítulo, los conceptos sobre estructura de la población serán presentados en dos partes. En primer lugar, se examinarán los efectos producidos sobre poblaciones independientes o subdivisiones poblacionales (comparaciones intrapoblacionales) debidos al pequeño tamaño y el apareamiento no aleatorio. A continuación, se examinarán las relaciones entre poblaciones (análisis interpoblacionales) que comparten elementos similares respecto al ambiente (geografía), al intervalo temporal (subdividiendo en períodos) y culturales (como los diversos lenguajes). Esta suerte de categorización resulta imperfecta ya que las líneas trazadas entre poblaciones y subdivisiones de una población resultan a menudo ambiguas. Así, si se otor-

ga un tiempo suficiente, todas las poblaciones humanas pueden ser consideradas como subdivisiones de una única población fundadora. De hecho, el concepto de estructura de una población ha sido definido como el conjunto de elementos que interfieren con un apareamiento aleatorio, esto es, que forman una subdivisión. Las estimaciones de cruzamiento o de flujo genético serán consideradas en la sección dedicada a las relaciones interpoblacionales. Obviamente, los efectos del mestizaje sobre las poblaciones nativas del Nuevo Mundo fueron de gran importancia evolutiva, por lo que esta característica de la estructura poblacional será considerada en detalle.

Subdivisión intrapoblacional

La mayoría de las poblaciones humanas presentan alguna subdivisión, tanto geográfica (espacial), como lingüística, económica o social. Las poblaciones amerindias se hallan siempre subdivididas en varios grupos sociales así como en entidades espaciales, entre estos grupos o entidades se encuentran los grupos lingüísticos, naciones, tribus, poblados, clanes, linajes y otros agregados sociales. A menudo, estas subdivisiones sociales y espaciales son de tipo jerárquico, y sirven como barrera reproductiva de efectividad variable. Los efectos evolutivos de estas subdivisiones pueden considerarse muestreando dichas subdivisiones en base a sus características genéticas y comparando las frecuencias genéticas por medio de una serie de métodos analíticos, como la evaluación de las distintas genéticas, tests de heterogeneidad de la Chi cuadrado, o la F_{st} de Wright. Todos estos métodos han sido empleados con éxito para el estudio de las poblaciones amerindias.

Heterogeneidad genética (Chi cuadrado)

Workman y Niswander (1970) han estudiado la estructura de la población de la reserva Papago, subdividida por distritos políticos, los cuales son, a grandes rasgos, equivalentes a sus poblados ancestrales de defensa. La variación observada en las proporciones genéticas fueron analizadas mediante una tabla de contingencia para un análisis chi-cuadrado, encontrándose diferencias significativas entre los distintos distri-

tos políticos. Estas diferencias encontradas entre cada distrito son debidas posiblemente a fuerzas no sistemáticas. Workman y Niswander creen que las causas más probables para la heterogeneidad hallada son: 1) efecto fundador, esto es, diferencias genéticas entre las poblaciones ancestrales; 2) aislamiento por la distancia, a medida que la distancia entre individuos o grupos aumenta, su grado de similitud genética disminuye. Estos autores analizaron el efecto del modelo de aislamiento por la distancia en los distritos papago, encontrando una correlación de 0,494 entre distancias genéticas y distancias geográficas, esto es, un 24 por ciento de la variabilidad genética total puede atribuirse a las distancias geográficas entre cada grupo. Al comparar el grado de heterogeneidad en la población subdividida papago, con la que se registra en los poblados indios yanomama, se observa la existencia de marcadas diferencias. Los poblados yanomama presentan una heterogeneidad mucho mayor que las subdivisiones papago. Dado el proceso de fisión-fusión (fisión en linajes, a veces seguida de la fusión de algunos de estos últimos) en la formación de los poblados yanomama, no es sorprendente la aparición de esta heterogeneidad. Smouse (1982) señala que un incremento de la tensión social (debido a grupos familiares que compiten por la dominancia) puede traer consigo una serie de hostilidades que se siguen a menudo por la fisión del poblado. Los pequeños grupos escindidos que pasan malas épocas pueden fusionarse con otro poblado o fragmento de poblado. Los efectos evolutivos de la fisión aleatoria es una divergencia genética entre los poblados resultantes. Yo he podido encontrar procesos de subdivisiones poblacionales análogos en las comunidades menonitas de Kansas y Nebraska (Crawford *et al.*, 1989). En una primera etapa se unían (creyentes congregados bajo un líder religioso) y seguidamente se separaban (linajes separándose de una congregación debido a desacuerdos doctrinales o personales).

Buscando la acción de la selección natural, Rothhammer *et al.* (1990) aplicaron un análisis de heterogeneidad chi-cuadrado para estudiar la posible relación entre altitud y frecuencias génicas. Esta heterogeneidad entre distintos nichos no produjo resultados significativos, indicando que no existían cambios sistemáticos en las frecuencias de los genes ni en los patrones de heterogeneidad entre las muestras de los indios aymara de Chile. Sin embargo, utilizando una matriz retrospectiva aleatoria de progenitores-descendientes para los mismos poblados aymara, se halló una varianza esperada de Wahlund (medida de la des-

viación respecto a la expectación de Hardy-Weinberg, basada en la varianza de las frecuencias génicas subpoblacionales alrededor de la media), de 0,0106. Junto con el cálculo de la varianza de Walhund (Walhund, 1928) basado en datos genéticos, concluyeron lo siguiente (Rothhammer *et al.*, 1990:200):

> el grueso de la variabilidad genética encontrada en los aymara es resultado de la casualidad, a pesar del hecho de que estas poblaciones se hallan expuestas a condiciones ambientales rigurosas y cambiantes.

Estadístico F de Wright

En 1921, Sewall Wright ideó un índice de fijación que puede emplearse como medida de desviación de la panmixia. La definición es como sigue:

$$F = 1 - Ho / He \qquad (3)$$

donde Ho es el número observado de heterocigotos en una población dada y He es el valor esperado para la misma población. Wright (1946, 1965) extendió su estadístico F para desarrollar un modelo jerárquico en donde la población se caracteriza por los parámetros que se exponen a continuación, en función de la población total (t), su subdivisión (s) y los individuos (i). El estadístico F se divide en:

1) Fis (endogamia local) es la correlación entre los gametos fusionados en relación a los gametos de la subdivisión promediada respecto a todas las subdivisiones. Mide los efectos del apareamiento no aleatorio dentro de las subdivisiones de la población. Fis puede calcularse empleando loci dialélicos como sigue:

$$Fis = (Ht/2pq) - (p2/pq) / 1 - (Ht/2pq) \qquad (4)$$

donde Ht es la proporción observada de heterocigotos en la población total, y p y q las frecuencias alélicas medias de la matriz.

2) Fst es la correlación entre gametos aleatorios en relación a la población total. Para loci dialélicos,

$$Fst = \text{varianza } p / pq \qquad (5)$$

Este estadístico F es empleado normalmente como medida de la dife-

renciación genética de subdivisiones de tamaño finito, como resultado de la deriva genética.

3) Fit es la correlación entre gametos fusionados relativos a la población total,

$$Fit = Ht / 2pq \quad (6)$$

Este estadístico F mide los efectos combinados del apareamiento no aleatorio y tamaño finito de las poblaciones. La relación entre los tres estadísticos F pueden resumirse a grandes rasgos como

$$Fit = Fst + Fis\ (1 - Fst) \quad (7)$$

De los tres estadísticos F, el Fst ha sido utilizado ampliamente como medida de la microdiferenciación genética de una subdivisión poblacional. Sin embargo, Jorde (1980) se muestra prudente respecto al empleo de este estadístico para la caracterización de poblaciones, advirtiendo del peligro de que la variabilidad del tamaño de las subdivisiones, el contraste tecnológico de los grupos comparados y los sesgos de muestreo pueden oscurecer el nivel real de diferenciación genética. En este sentido, Nei (1973) critica también el empleo de los estadísticos F, debido a que asumen criterios como la existencia de números infinitos de subdivisiones. Jorde (1980) ha demostrado la existencia de una relación muy estrecha entre el número de subdivisiones y el valor de Fst.

Se han calculado los niveles de Rst para todas las poblaciones disponibles del Círculo Polar Ártico, esquimales y siberianas (Crawford y Bach Enciso, 1982). Harpending y Jenkins (1974) han demostrado que el estadístico Rst equivale al Fst de Wright. Las poblaciones del polo poseen unos patrones similares de subsistencia, siendo de tamaños relativamente pequeños. Basándose en 47 poblaciones, el valor de Rst hallado fue de 0,085 (véase tabla 16). Ward (1973) describe un valor de Fst de 0,06 para las subdivisiones yanomamas, uno de los valores más altos registrados para las poblaciones humanas. Las poblaciones de Siberia, un conjunto de subdivisiones mucho más heterogéneo, posee un valor de Fst de 0,047 para 18 grupos. Estos datos sugieren que, a pesar del estrecho rango de condiciones ambientales existente en las regiones árticas y sub-árticas, la microdiferenciación genética es casi equivalente a los niveles observados para las principales razas humanas.

Tabla 16. Valores de Rst para las poblaciones del Círculo Polar Ártico (Crawford y Enciso Bach, 1982)

Agrupación étnica	N.° de subdivisiones	Valor de Rst
Círculo Polar (todos los grupos)	47	0,085
Círculo Polar (más touvinios y tophalars)	40	0,122
Círculo Polar (sin touvinios ni tophalars)	35	0,075
Todos los esquimales	19	0,079
Esquimales inupik	12	0,054
Tribus siberianas	18	0,047

Gershowitz y Neel (1978) calcularon los valores de Fst para 32 subdivisiones indias de América del Sur, observando una microdiferenciación genética en las tribus de Sudamérica (Fst = 0,094) comparable a las observadas para los grupos circumpolares. Sin embargo, los cálculos sobre las poblaciones yanomama (37 subdivisiones), makiritare (7 subdivisiones) dieron lugar a valores más bajos, 0,0633 y 0,0358, respectivamente. Salzano (1975) ha medido un valor de Fst de 0,057 entre 29 subdivisiones indias de América del Sur.

Los únicos cálculos efectuados para hallar estadísticos de Wright que yo he podido encontrar en la bibliografía para poblaciones de América Central, se basan en una matriz de migración para seis poblados de las tierras altas de Guatemala (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1971). Concretamente, calcularon un Fst de 0,013 para las subdivisiones mayas. Las comparaciones entre valores de Fst para diversas poblaciones son cuestionables, sin embargo, la migración frente a estimaciones de Fst basadas en características genéticas presentan interés cuando se compara la diferenciación esperada frente a la verdadera en una misma población.

Workman y sus colegas (1970; 1973) compararon los valores de Fst para 10 subdivisiones de la reserva india papago basadas en datos genéticos frente a la migración, observando que los valores de Fst basado en los datos migratorios para el período de 1900-1950 eran más bajos que los que se basaban en los datos genéticos. Es difícil concluir si estas diferencias (0,0077 frente a 0,0198) son estadísticamente significativas, ya que la distribución para los estadísticos F ni han sido

compiladas ni se han calculado los valores de significación estadísticos.

Roychoudhury (1977) ha afirmado que la medida de la microdiferenciación genética de las subpoblaciones de Nei (1973) posee sus ventajas frente al de Wright. Empleando el método de Nei, dividió la diferenciación genética total de tres tribus amerindias en dos componentes, la diferenciación genética dentro de sus poblaciones y entre ellas. Roychoudury llegó finalmente a la conclusión de que la cantidad de diferenciación genética en las tres tribus subdivididas, papago, makiritare y yanomama varía entre el 2 y el 7 por ciento. Por tanto, sólo una pequeña porción de la variación total puede atribuirse a las diferencias poblacionales, mientras que el restante 93 a 98 por ciento de la diversidad se debe a la que existe dentro de cada subpoblación.

Apareamiento no aleatorio

El estudio más extenso sobre apareamiento no aleatorio entre los indios de América del Norte ha sido efectuado por Spuhler y Kluckhohn (1953) sobre los navajo ramah. Este grupo de navajos se hallaba aislado geográficamente de las mayores concentraciones de navajos del noroeste de Nuevo México, y contaba con 614 integrantes en 1948. Los coeficientes de paso calculados para sus ascendientes revelaron una variabilidad considerable para la endogamia entre los individuos (0,001 a 0,098). La media de la población era una modesta F de 0,0066, indicando que a pesar del aislamiento geográfico y del pequeño tamaño de los navajo ramah, éstos no llevaban a la práctica sistemas elaborados de apareamiento no aleatorio. La continuación de este estudio por uno de los estudiantes de Spuhler, Kenneth Morgan, reveló un aumento de la endogamia pasando el 0,0066 a 0,0092 en el período 1950-1964 (Morgan, 1968). Sphuler (1989) ha proporcionado recientemente una actualización de su artículo de 1953, donde resume los resultados de otros estudios y coloca sus propios resultados dentro del contexto histórico moderno de los ochenta.

Debido a la falta de registros de matrimonio de las poblaciones amerindias, se han llevado a cabo pocos estudios sobre la endogamia (sobre datos genealógicos) y sobre otras formas de apareamiento no aleatorio. Sin embargo, los archivos de los antropólogos culturales se

hallan repletos de genealogías que pueden ser utilizadas para reconstruir los patrones de endogamia de las poblaciones nativas de América.

Subdivisión interpoblacional

Distancias genéticas

Las similitudes y divergencias entre las subdivisiones poblacionales debidas a la diferenciación pueden medirse comparando las frecuencias génicas. Es difícil ver las afinidades entre poblaciones a partir de matrices compuestas de una gran cantidad de alelos y poblaciones. Es por ello que se han desarrollado varias medidas de las distancias genéticas para comparar las diferencias entre las frecuencias génicas entre poblaciones, empleando para ello una simple tabla estadística. Muchos de los métodos para cuantificar las distancias genéticas se basan en las diferencias de los cuadrados de las frecuencias génicas de una serie de poblaciones, seguido de una transformación de esta diferencia (Jorde, 1985). Algunas de las primeras medidas no efectúan la correlación entre genes, mientras que otras llevan a cabo varias transformaciones para hacer las varianzas independientes de las frecuencias génicas. Casi todas estas distancias genéticas dan resultados similares, como lo prueba la elevada correlación entre sus respectivas medidas. Algunas, como la de Nei, resultan particularmente útiles ya que permiten la estimación de errores estándar y niveles de confianza (Nei *et al.*, 1985). Otras son menos útiles, como la medida de identidad génica de Hedrick, basada en genotipos en vez de frecuencias génicas. Nei ha criticado esta medida diciendo que:

> las frecuencias genotípicas son funciones cuadráticas de las frecuencias génicas en organismos diploides y (se hallan) afectadas en gran medida por (el) sistema de apareamiento

Así mismo, señala que esta distancia no se halla relacionada linealmente con el tiempo evolutivo, ni siquiera en el caso más simple. En lugar de revisar todas las diferentes medidas de distancia genética con sus series de presunciones, recomiendo el artículo de revisión de Lynn Jorde sobre el particular (Jorde, 1985). Es suficiente decir que la

mayoría de las medidas de distancias dan resultados similares y que la elección del método radica en la disponibilidad del software.

La bibliografía se encuentra llena de estudios sobre las poblaciones amerindias que emplean varias medidas de las distancias genéticas para caracterizar las afinidades poblacionales. Muchos de estos artículos son casi «de fórmula obligada», esto es, enuncian frecuencias génicas para una tribu determinada o para un grupo de tribus, seguido de un análisis de distancia genética «obligado». Sin embargo, algunos de estos estudios proporcionan realmente datos útiles sobre las relaciones evolutivas de las poblaciones nativas americanas.

Las afinidades de la población tlaxcalteca fueron examinadas en primer lugar mediante el uso de las distancias genéticas. Las distancias entre pares de poblaciones pueden representarse gráficamente de varios modos. Uno de los métodos más simples consiste en la construcción de un modelo tridimensional con poblaciones representadas por esferas y las dinastías entre ellas por barras de longitud adecuada. Estos métodos arcaicos de representación de afinidades poblacionales empleaban la raíz cuadrada de un valor D^2 para impedir la restricción euclidea de que la suma de dos lados de un triángulo debe exceder la longitud del tercero (Lees y Crawford, 1976). La figura 16 muestra una reconstrucción de este tipo para las relaciones poblacionales entre los tlaxcaltecas, los africanos de la región oeste y los españoles.

Rothhammer (1990) emplea la medida de Nei de distancias genéticas sobre las poblaciones indias de América del Sur, agrupadas por lenguas, para resolver algunas controversias acerca de sus orígenes y afinidades. La carga de los grupos lingüísticos revelaron la estrecha afinidad de los arawaks con los pueblos que hablan la lengua ge, agrupando a los arawaks con una población prehistórica que debió poblar el este de Brasil.

Subdivisiones geográficas

El papel de la geografía en la distribución de las frecuencias génicas en los grupos humanos ha sido abordado gracias a dos tipos de modelos conceptuales diferentes. Un enfoque compara las distancias genéticas entre poblaciones con sus distancias geográficas, lo cual permite efectuar correlaciones entre ambas distancias. El segundo enfoque

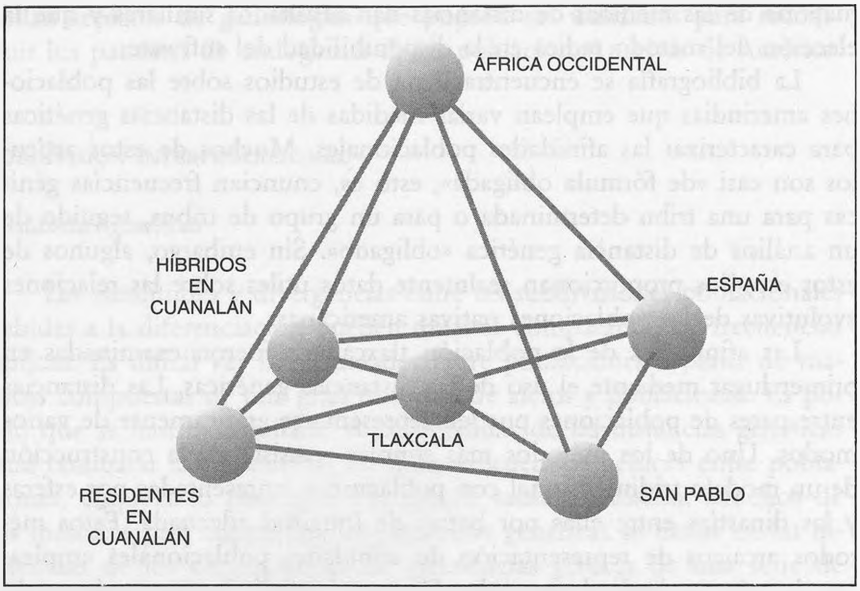

Figura 16. Proyección de un modelo tridimensional de las afinidades poblacionales entre los tlaxcaltecas, basado en la raíz cuadrada de D^2.

(basado en el modelo de Malecot de aislamiento por la distancia) supone una continuidad poblacional a lo largo de una línea infinita con una distribución uniforme de genes. En estos modelos, la diferenciación de las poblaciones o de los genes se halla en función de los patrones de migración. Para analizar las poblaciones del Nuevo Mundo se han utilizado ambos métodos.

Distancias geográficas y genéticas

Workman y Niskwander (1970) fueron los primeros en examinar las relaciones existentes entre las distancias genéticas y geográficas en poblaciones amerindias, concretamente entre distritos papagos. Para ello, efectuaron una correlación entre las distancias geográficas (medida como la distancia más corta por carretera o por tren empleadas por los papagos) con una distancia genética G, basada en el método de Sanghi, Sanghi (1953). La correlación total para todos los distritos era de

0,494, lo cual supone que un 35 por ciento de la variabilidad genética total puede ser atribuida a elementos geográficos. No obstante, las distancias genéticas de algunas subdivisiones se hallaban más afectadas por la geografía que otras. Por ejemplo, el distrito 10 poseía una correlación entre distancia genética y distancia geográfica de 0,911, mientras que el distrito 9 poseía la correlación más baja, de 0,25. Por lo tanto, puede considerarse que una gran cantidad de la variabilidad genética es debida a las distancias geográficas. Workman y Niswander han lanzado la hipótesis de la existencia de tres factores responsables de las correlaciones que se observan, estos factores son los siguientes: 1) las distancias geográficas pueden reflejar diferencias genéticas originales o similitudes de los fundadores; 2) aislamiento debido a la distancia, esto es, una relación inversa entre la frecuencia de apareamientos entre distritos y distancias geográficas; 3) la probabilidad de migración a ciertos distritos parece ser inversamente proporcional a las distancias geográficas. Posteriormente, concluyen que los distritos papagos se han diferenciada unos de otros como resultado del aislamiento debido a la distancia, al efecto fundador y a la deriva genética al azar.

En cuanto a las poblaciones de América del Sur, se han llevado a cabo un cierto número de estudios para relacionar las distancias genéticas y geográficas. Las correlaciones observadas en estos estudios varían desde 0,007 para nueve poblaciones (Murillo *et al.*, 1977) y un máximo de 0,716 para indios de Chile (Chakraborty *et al.*, 1977). Las comparaciones más extensas efectuadas sobre 22 poblaciones sudamericanas (Blanco y Chakraborty, 1975) revelaron una relación media ($r = 0,47$) entre los dos parámetros. De igual modo, los yanomamas presentan correlaciones de tipo medio entre las distancias genéticas y geográficas (Neel *et al.*, 1974). Una rotación de máxima congruencia de las distancias genéticas sobre las distancias geográficas empleando MATFIT para todas las poblaciones caribes negras disponibles, dio como resultado una correlación entre las dos coordenadas de 0,36 (Devor *et al.*, 1984). Sin embargo, los poblados costeros de los caribes negros de América Central muestran una correlación de 0,89 entre ambas distancias. Esta correlación tan elevada se debe al hecho de que todos esos poblados caribes se encuentran en la costa y las carreteras entre ellos son poco frecuentes, por ello, la geografía de la migración entre poblados es unidimensional, conforme a la forma de la línea de costa. Las correlaciones más bajas en el conjunto de las poblaciones de cari-

bes negros se deben a una migración de larga distancia (de la isla de San Vicente a Honduras) y a patrones de flujo genético.

Existe una variabilidad considerable respecto a la relación entre los factores geográficos y genéticos en las poblaciones circumpolares (Crawford y Bach Enciso, 1982). Para las poblaciones siberianas, las correlaciones entre distancias genéticas y geográficas es de 0,686. Así, el 47 por ciento de la variación genética obervada puede explicarse por los factores geográficos de Siberia. Este valor es bastante alto si se considera la intrusión europea, ya que un buen número de poblaciones siberianas, como los yucagiros fueron diezmadas o desplazadas de sus territorios originales e incorporadas en otros reversorios genéticos. Otras poblaciones, como los yukatos y los chukchi han extendido sus rangos de forma más dramática. La correlación entre geografía y genética es levemente inferior entre los esquimales inupik (0,562) y para todos los esquimales (0,457). La figura 17 corresponde a un diagrama de la matriz de ajuste de la distancia genética a la distancia geográfica para 12 poblaciones esquimales del Ártico, empleando MATFIT. Los esquimales que hablan el inupik se expandieron a lo largo de la historia desde la región de Norton Sound, a lo largo de la ladera norte, hacia Canadá y Groenlandia, presentando una distribución costera y lineal, que lleva a unas correlaciones elevadas entre las distancias genéticas. Sin embargo, las correlaciones medias observadas pueden reflejar la relativa cercanía temporal de su expansión junto con una cantidad de tiempo insuficiente para haberse producido una diferenciación genética más grande.

La relación entre los elementos geográficos y genéticos no se basa por entero en los factores sociales y las distancias geográficas que afectan a la migración. Los sucesos geológicos y ecológicos han contribuido, sin duda, al aislamiento reproductivo de las poblaciones humanas a lo largo de varios períodos. Se ignoran, demasiado a menudo, las condiciones ecológicas del pleistoceno y del post-pleistoceno, tales como la existencia de gigantescos mares o lagos continentales en Siberia y en el Amazonas, los cuales ayudaron a esculpir el patrimonio genético y las distribuciones de muchas poblaciones humanas. Este enfoque de estudio ecológico ha sido empleado con éxito por Rogers, Martin y Hoffman para examinar el poblamiento del Nuevo Mundo. No obstante, todavía falta un estudio completo de los efectos de un mar interior en el pleistoceno sobre la distribución y los patrones de migración de las poblaciones.

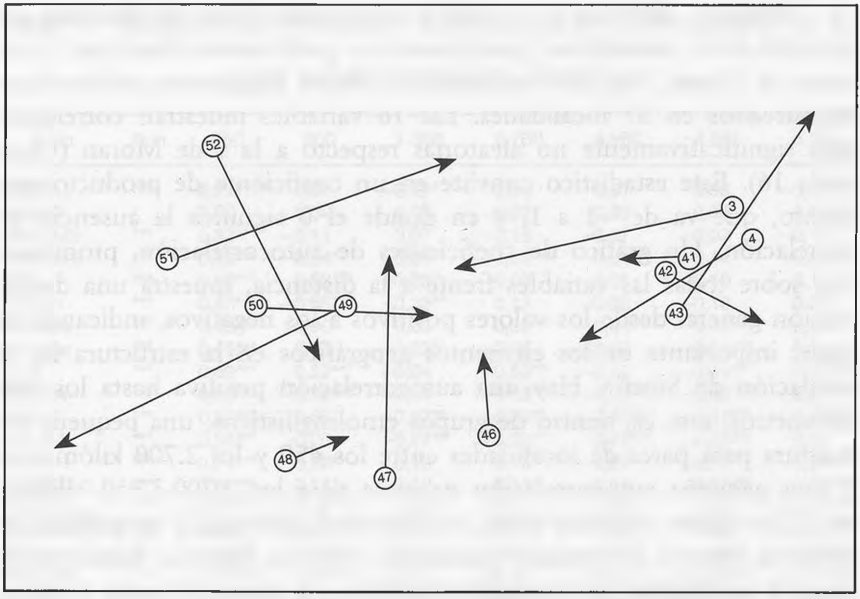

Figura 17. Matriz de ajuste de las distancias genéticas (flechas) con las distancias geográficas (áreas entre las flechas) para 12 poblaciones esquimales del Ártico (Crawford y Bach Enciso, 1982).

Autocorrelación espacial

Robert Sokal y sus colegas fueron los primeros en aplicar las técnicas de autocorrelación espacial a la estructura de las poblaciones humanas. Esta técnica se basa en el principio geográfico según el cual «Todo está relacionado con todo, pero las partes cercanas están más relacionadas que aquellas lejanas» (Tobler, 1970). El método consiste en el análisis de las relaciones espaciales de las frecuencias alélicas en las poblaciones, mediante la correlación por intervalos de distancia (Sokal y Oden, 1978; Sokal y Friedlaender, 1982). La autocorrelación espacial puede considerarse como la correlación de la frecuencia de un alelo con los valores de las frecuencias del mismo alelo en todos los puntos de una superficie bidimensional. Los correlogramas espaciales se construyen para varios intervalos de distancia. Los patrones debidos a la acción de la selección natural o del flujo genético pueden ser extraídos gracias a esta técnica.

Harding, Sukernik y yo (1989) hemos explorado los patrones espaciales de la variabilidad genética en las poblaciones siberianas y vecinas de Alaska. Para ello utilizamos 16 alelos sanguíneos polimórficos muestreados en 37 localidades. Las 16 variables muestran correlogramas significativamente no aleatorias respecto a la I de Moran (véase tabla 16). Este estadístico consiste en un coeficiente de producto-momento, que va de —1 a 1, y en donde el 0 significa la ausencia de correlación. Un gráfico de coeficientes de autocorrelación, promediados sobre todas las variables frente a la distancia, muestra una disminución general desde los valores positivos a los negativos, indicando el papel importante de los elementos geográficos en la estructura de la población de Siberia. Hay una autocorrelación positiva hasta los 450 kilómetros, esto es, dentro de grupos etnolingüísticos; una pequeña estructura para pares de localidades entre los 450 y los 2.700 kilómetros y una pequeña autocorrelación negativa para los 2.700-3.950 kilómetros. Esta fuerte relación entre las distancias genéticas y geográficas se debe en parte a las grandes distancias entre las distintas poblaciones, dada la enormidad del territorio siberiano. La autocorrelación espacial sugiere, asimismo, que el estrecho de Bering no constituye una barrera para el flujo genético comparable a las distancias terrestres de Siberia. Cuando se tiene en cuenta la presencia de un extenso mar interior en Siberia, no debería sorprender un resultado tal.

Sokal *et al.* (1986) aplicaron sus técnicas de autocorrelación espacial a 50 poblados yanomamas del sur de Venezuela y norte del Brasil, empleando 15 frecuencias alélicas de grupos sanguíneos y proteínas polimórficas. Tal como se observa en las poblaciones árticas, existía una marcada disminución de la similitud genética con la distancia geográfica. Sin embargo, se distinguían pocos patrones clinales promedio. Esta técnica analítica permitió establecer la siguiente hipótesis sobre la estructura de la población yanomama: 1) los poblados presentaban una heterogeneidad genética considerable; 2) se pusieron de manifiesto patrones espaciales significativos para la mayoría de las frecuencias alélicas; 3) el modelo de Malecot de aislamiento por la distancia queda completamente sustentado por la dinámica de las poblaciones yanomama y 4) la mayor parte de la estructura poblacional es de naturaleza jerárquica. Estos hallazgos apoyan los primeros análisis sobre el papel de los procesos estocásticos y factores sociales para determinar las frecuencias alélicas de los poblados.

Tabla 16. Correlogramas espaciales (I de Moran) para 26 alelos variables de Siberia
Límite superior de clase en kilómetros

Alelo	Bon	450	900	1.350	2.700	3.950	4.650	6.300
ABO-A1	***	0,23**	0,00	–0,19*	0,06	0,01	0,08	–0,35***
ABO-B	*	0,05	–0,04	0,06	–0,02	–0,05	0,05	–0,23**
MNS-MS	***	0,32***	–0,11	0,07	–0,15	–0,17	–0,03	–0,13
MNS-MS	***	0,28***	–0,24*	0,01	–0,31***	0,31***	–0,14	–0,05
P-P1	***	0,50***	–0,53***	–0,23**	0,03	–0,01	–0,10	0,11
31P-P1	***	0,43***	–0,55***	–0,38**	0,13	–0,02	–0,13	0,26*
RH-CDe	***	0,43***	0,00	0,03	0,32***	0,44***	0,44***	–0,13
RH-cDe	***	0,45***	0,04	–0,23**	–0,05	0,09	–0,51***	0,11
FY-A	***	0,49***	0,32***	–0,04	–0,53***	–0,12	–0,44***	0,23***
36FY-A	***	0,50***	0,32***	–0,04	–0,53***	–0,12	–0,43***	0,27***
HP-1	***	0,32***	0,05	–0,27**	–0,24**	0,43***	–0,37***	0,02
37HP-1	***	0,34***	0,05	–0,27**	–0,23**	0,45***	–0,49***	0,03
PGM1-1	***	0,74***	0,20**	0,12	0,15*	–0,22*	–0,77***	–0,35***
37PGM1-1	***	0,62***	0,14*	0,10	0,13*	–0,19	–0,82***	–0,30***
PGD-A	***	0,24**	–0,12	0,14*	–0,11	0,00	0,08	–0,40***
37PGD-A	***	0,25**	–0,11	0,15*	–0,11	0,00	0,09	–0,45***
AP-Pa	***	1,02***	0,60***	0,13	–0,14	–0,02	–0,86***	–0,71***
34AP-PA	***	0,78***	0,37***	–0,01	–0,18	–0,06	–0,86***	–0,71***
Zax.G	***	0,60***	0,08	0,04	0,16***	–0,36***	–0,19*	–0,51***
31Zax.G	***	0,56***	0,05	0,14	0,29***	–0,35***	–0,22*	–1,00***
ZaBo35	***	0,45***	0,20**	–0,32***	–0,14	–0,83***	0,35***	0,02
31ZaBo35	***	0,39***	0,10	–0,50***	0,08	–0,78***	0,24**	0,01
FB	***	0,55***	0,13*	–0,05	0,00	–0,05	–0,53***	–0,18*
31FB	***	0,53***	0,14*	–0,12	–0,05	–0,05	–0,71***	–0,22
KM-1	***	0,62***	0,20**	0,22**	0,03	–0,57***	–0,28***	–0,42***
22KM-1	***	0,54***	0,14	0,78***	0,35	–0,70***	–0,20*	–0,65***

Nota:
La columna denominada Bon representa los valores de la probabilidad del test de Bonferroni para los intervalos de distancia del correlograma en conjunto. Los asteriscos indican la significación del test, como sigue: *0,01 < P ⇐ 0,05, **0,001 < P ⇐ 0,01, *** P ⇐ 0,001.

Modelo de Malecot de aislamiento por la distancia

El concepto de «aislamiento por la distancia» fue introducido por primera vez por Sewall Wright (1943), quien observó una tendencia de las poblaciones al intercambio de genes con sus vecinos más próximos. Esto da como resultado una mayor similitud genética entre poblaciones geográficamente próximas y diferencias genéticas entre grupos distantes. Malecot (1948; 1950; 1959) desarrolló un modelo de aislamiento por la distancia que supone que en una población distribuida uniformemente a lo largo de una línea infinita, la probabilidad de migración es una función de la distancia geográfica. Así, puede definirse

un coeficiente medio de parentesco, theta (d), para individuos que se hallan a una distancia d, del siguiente modo:

$$\text{theta (d)} = ae^{-bd} \qquad (8)$$

El coeficiente expresa la probabilidad de que dos genes muestreados aleatoriamente a una distancia d, sean idénticos por descendencia. Lalouel y Morton (1973) efectuaron una corrección de escala introduciendo el factor L, para eliminar un parentesco negativo a grandes distancias. Sus correcciones transforman a la fórmula (8) en:

$$\text{theta (d)} = (1 - L)\, ae^{-bd} + L \qquad (9)$$

Hay una serie de estudios poblacionales en donde se han llevado a cabo medidas de los valores de a y de b para el modelo de Malecot de aislamiento por distancia. El significado de a consiste en la medida del parentesco local, mientras que b es la tasa de la disminución exponencial del parentesco. Ambos parámetros son normalmente estimados mediante técnicas de regresión no lineal (Jorde, 1980). La propuesta de Malecot ha sido ampliamente criticada y, al mismo tiempo, defendida. Falsenstein (1975) afirma que el modelo de Malecot es intrínsecamente incosistente y lo descalifica como «biológicamente irrelevante». Lalouel (1975), por su parte, ha defendido el modelo y ha mostrado algunas malinterpretaciones y errores en el ataque de Falsenstein. En mi opinión, el método posee un uso limitado, en el sentido que permite el análisis de un gran número de subdivisiones con un método estándar. Por otro lado, este método de bioensayo de parentesco ha sido a menudo aplicado de modo inapropiado ya que ha ignorado la distribución discontinua de las poblaciones.

Morton y sus colegas han estimado los parámetros a y b para un cierto número de poblaciones indias de América del Sur. Roisenberg y Morton (1970) emplearon un bioensayo de parentesco por pares de fenotipos para 12 naciones amerindias de América Central y América del Sur. No obstante, los valores iniciales para la a y la b (0,025 y 0,003) demostraron ser unos valores bajos de parentesco, por lo que, los mismos autores corrigieron el parámetro a y lo aumentaron hasta 0,038. Normalmente, el valor de a en las poblaciones horticultoras no occidentales tiende a ser mayor que 0,03, y los amerindios encajan en esta categoría. De igual modo, Lalouel y Morton (1973) dieron un valor de a de 0,053 para once poblados makiritare en base a 11 sistemas poli-

mórficos. La tasa de disminución exponencial de parentesco, b, era considerablemente más baja para las muestras de América Central y América del Sur cuando se comparan con el valor de 0,04 para los makiritare. Existe una rápida disminución de parentesco con la distancia geográfica dentro de las tribus makiritare, cuyo valor de b es de 0,04 kilómetros (Lalouel y Morton, 1973). Estos datos indican la existencia de una disminución exponencial bien definida del parentesco con la distancia en los indios de América del Sur.

Genética y lenguaje

El lenguaje ha sido considerado una posible barrera para la reproducción, así como un elemento que ha influido en los patrones de variabilidad genética. Ha habido un notable desacuerdo sobre la naturaleza exacta de la relación entre lenguaje y variabilidad genética, donde los resultados de los estudios dependen a menudo del método de comparación empleado. Sokal (1988) ha observado una relación bien clara entre distancias genéticas y lenguajes en las poblaciones europeas. Sin embargo, los intentos de correlacionar las distancias genéticas con algunas medidas de similitud lingüística han fracasado a menudo en la mayoría de los estudios sobre el Nuevo Mundo. Murillo *et al.* (1977) encontraron un coeficiente de correlación nulo al comparar nueve tribus de América del Sur. En contraste, Salzano *et al.* (1977) hallaron una correlación negativa de 0,27 entre los grupos que hablan la lengua ge, de Brasil. Spuhler (1972) encontró un $r = -0{,}33$ al analizar la relación entre las poblaciones indias de América del Norte y las afinidades del lenguaje. Posteriormente, Spuhler (1979), en su magna obra sobre el estudio de las relaciones genéticas y culturales de los grupos indios de América del Norte, demostró una asociación de escasa significación entre la biología, el lenguaje y la cultura. Empleando una función discriminante, las distancias genéticas clasifican a las tribus dentro de su área cultural actual en únicamente el 58,5 por ciento y los lenguajes en sus familias en un 64,7 por ciento. Spielman *et al.* (1974) han demostrado que la diversidad lingüística entre los yanomamas se corresponde estrechamente con los patrones de microdiferenciación genética. Spielman y sus colegas concluyeron provisionalmente que los dialectos yanomamas habían divergido desde hacía un período de 1.000 años. Un

estudio efectuado por Zavala *et al.* (1982) sobre la relación entre distancias genéticas, coeficientes de parentesco, geografía y lenguaje entre 23 tribus indias mexicanas subrayaba la existencia de un pobre ajuste entre genética y lenguaje, explicando esta discrepancia en base al pequeño tamaño de la muestra y a la mezcla genética.

Los estudios que emplean algún tipo de medida de la distancia genética junto con conexiones históricas entre diversos lenguajes muestran a menudo una asociación entre la genética y la lingüística. Por ejemplo, en mi estudio acerca de la variabilidad genética y estructural poblacional circumpolar, existía una agrupación muy clara por afiliación lingüística entre Siberia, Alaska y Groenlandia (Crawford *et al.*, 1981). En particular, los esquimales inupik, a pesar de su extremadamente amplia distribución geográfica (desde Norton Sound, en Alaska hasta Groenlandia), formaban un grupo muy compacto. De igual modo, las poblaciones samoyedas de Siberia, los grupos paleoasiáticos y los grupos que hablan turco forman, cada uno, sus propios grupos genéticos en las representaciones gráficas (Crawford y Enciso, 1982). Rothhammer (1990) subraya que las clasificaciones lingüísticas de los indios de América del Sur corresponden a las distancias genéticas basadas en los marcadores sanguíneos.

Barbujani *et al.* (1989) han empleado el método de Womble para la detección de fronteras biológicas, que consiste en el cálculo del promedio de los valores absolutos de las derivadas de las funciones que desriben la variabilidad biológica espacial en varios puntos. Así, estudiaron 50 localidades yanomamas caracterizadas por 15 alelos. Las fronteras separaban a los yanomamas en grupos lingüísticos de dialectos. La conclusión de Barbujani y sus colegas es que, excepto para la continuidad geográfica entre poblados, no existe ninguna razón en relación al mapa de fronteras para unificar las localidades yanomamas. El grupo de dialectos se ha extendido en los últimos cien años, llevándose a cabo un proceso de diferenciación. Las regiones que presentan un cambio genético rápido se hallan en concordancia con las diferencias lingüísticas observadas. El método de Womle parece constituir una herramienta útil para examinar cambios abruptos de variables biológicas y sus consecuencias lingüísticas.

Frederick Hulse (1957) ha comparado las frecuencias de los grupos sanguíneos para tres reservas de indios yakima, okanagon y swinomish, concluyendo que el lenguaje constituye una barrera más fuerte que las

restricciones geográficas para el flujo genético. Sus conclusiones se basaron en las similitudes de las frecuencias de los sistemas MN y Rh en cada reserva. Tanto los swinomish como los okanagon hablan el dialecto salishan, mientras que los yakima pertenecen al grupo lingüístico sahaptin. Aunque los okanagon y los yakima viven más cerca en términos geográficos, son aparentemente más diferentes. Desgraciadamente, Hulse no da pruebas estadísticas para ninguna de estas diferencias observadas, sino que simplemente ofrece opiniones y conjeturas.

Técnicas de representación gráfica

En aquellos estudios en los que se consideran las relaciones genéticas entre muchas poblaciones es difícil visualizar e interpretar las múltiples afinidades poblacionales. Es por ello que se han ido desarrollando una serie de diferentes métodos de representación gráfica a partir de los datos genéticos. Estos métodos de representación gráfica pueden dividirse, a grandes rasgos, en topológicos y dendrogramas.

Dendrogramas

La construcción de dendrogramas y de árboles filogenéticos proporciona no sólo una representación gráfica de los datos genéticos, sino también información acerca de la separación de las poblaciones y el tiempo que ha transcurrido desde su divergencia. Así, se han ido desarrollando una serie de métodos que se basan en supuestos diferentes para la creación de árboles evolutivos. Algunos de estos métodos construyen árboles con raíces mientras que otros representan árboles carentes de raíz. Aunque el error estadístico al construir un árbol es alto, Cavalli-Sforza *et al.* (1988) han introducido un método autodocimante para comparar árboles obtenidos mediante un re-muestreo. Cavalli-Sforza y Edwards (1967) compararon un número de regiones geográficas del mundo que contenían una serie de poblaciones, poniendo de manifiesto que las poblaciones amerindias se agrupaban con los grupos asiáticos. El estudio más ambicioso acerca de las relaciones filogenéticas entre los indios de América del Norte a partir de árboles evolutivos, ha sido llevado a cabo por Spuhler (1979), quien midió las afini-

dades poblacionales respecto a unos cuantos sistemas sanguíneos para 53 tribus indias de América del Norte. Estos árboles reflejan la historia evolutiva de las tribus, incluyendo las migraciones, el flujo genético, la deriva genética y la posible acción de la selección natural. Con algunas excepciones, los grupos que comparten una historia común tienden a agruparse juntos. Teniendo en cuenta el devastador despoblamiento de América del Norte debido a las enfermedades epidémicas y el grado de mezcla con las poblaciones europeas, es increíble que algunas de las estructuras poblacionales subyacentes sigan existiendo. El árbol de Spuhler del área cultural ártica, contiene un número de grupos que tienen poco sentido desde el punto de vista evolutivo o histórico. Por ejemplo, los aleutianos de la isla Commander se agrupan junto con los esquimales del oeste de Groenlandia. Obviamente, la población del oeste de Groenlandia debería agruparse con las del este de la isla, mientras que los esquimales de Thule y los aluetianos de la isla Commander deberían agruparse con los aleutianos del oeste. En contraste, mi análisis de la estructura poblacional de las poblaciones circumpolares deja patente el estrecho grupo formado por todos los esquimales que hablan la lengua inupik (Crawford *et al.*, 1981). Lo más probable es que las afinidades equivocadas puestas de manifiesto por el árbol de Spuhler se deban al cruzamiento con los europeos y a los orígenes heterogéneos de los habitantes de la isla Commander. El dendrograma efectuado por Ferrell *et al.* (1981) indica también el agrupamiento de los esquimales de las zonas del este, del centro y del oeste de Groenlandia, al tiempo que distingue a los aleutianos. Sin embargo, su dendrograma agrupa a los indios blackfoot con los esquimales del este de Groenlandia.

La figura 18 es un dendrograma basado en una técnica de agrupamiento jerárquico que emplea distancias euclideas cuadráticas sin otorgarles una carga determinada, sobre 62 poblaciones de América Central. Los datos comunes disponibles acerca de la frecuencia genética eran de cinco loci y de 12 grupos sanguíneos. Se empleó un criterio de elección del tamaño de la muestra de 50 individuos por población. Este gráfico muestra una ramificación mayor entre las poblaciones cruzadas con elevadas proporciones de elementos africanos frente a los que son predominantemente amerindios. La segunda rama separa a los grupos amerindios con un índice considerable de mezcla de aquellos que poseen un menor cruzamiento. La proximidad regional y las rela-

ciones históricas se encuentran en un nivel evidentemente más fino. Por ejemplo, San Pablo, Papago y Hueyapán se encuentran juntos en un grupo, lo cual refleja los orígenes de la región del norte de los pueblos que hablan nahua y la proximidad geográfica de Hueyapán y San Pablo en el estado de Puebla y Tlaxcala, respectivamente.

La figura 19 muestra las relaciones existentes entre los grupos amerindios cuando se elimina a los caribes negros del análisis. En ese caso, las relaciones regionales e históricas toman un precedente en las afinidades observadas. Estos árboles reducen la complejidad de los datos de frecuencias génicas empleando 72 nodos intermedios, o puntos de bifurcación, para un total de 145 puntos. Un mapa genético, empleando una matriz de tipo R, reduce la complejidad de los datos a sólo 72 puntos. Tanto en el árbol como en el mapa, las relaciones de la red entre cada población se ponen de manifiesto de un simple vistazo. En general, el resumen del mapa se halla menos distorsionado que el árbol. El diagrama del árbol se corresponde estrechamente a los resultados mostrados tanto por el mapa genético como por los mapas artificiales respecto a la posición singular de los caribes negros.

Métodos topológicos para el estudio de la variabilidad genética

Matriz R

Se ha utilizado diferentes tipos de análisis de componentes principales para reducir las matrices con información de frecuencias génicas a eingenvectores (posiciones de los objetos sobre las componentes) para efectuar representaciones gráficas. Las matrices de varianza y covarianza de Harpending y Jenkins (1973), conocida como matriz de tipo R, ha sido el método más usado para el estudio de las poblaciones de Siberia y del Nuevo Mundo. El coeficiente de parentesco entre dos grupos i y j es:

$$r_{ij} = \frac{1}{K} \sum_{i=1}^{k} \frac{(P_i - \bar{P})(P_j - \bar{P})}{P(1 - P)} \qquad (10)$$

donde P es el peso de la media de la frecuencia alélica en la matriz estudiada.

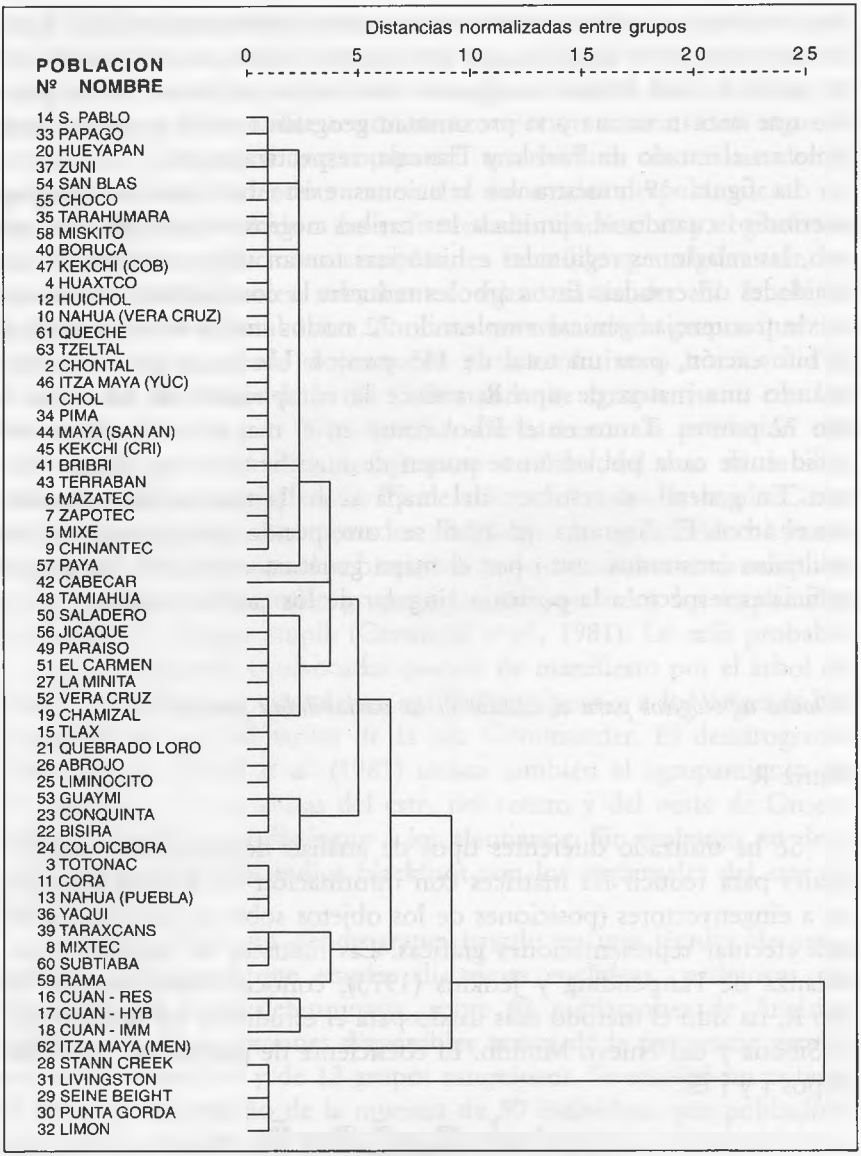

Figura 18. Dendrograma de las poblaciones de América Central empleando la media de unión (entre grupos). Incluye sólo los datos resumidos sobre los papago, excluyendo los grupos de caribes negros y africanos. Basado en frecuencias génicas reales.

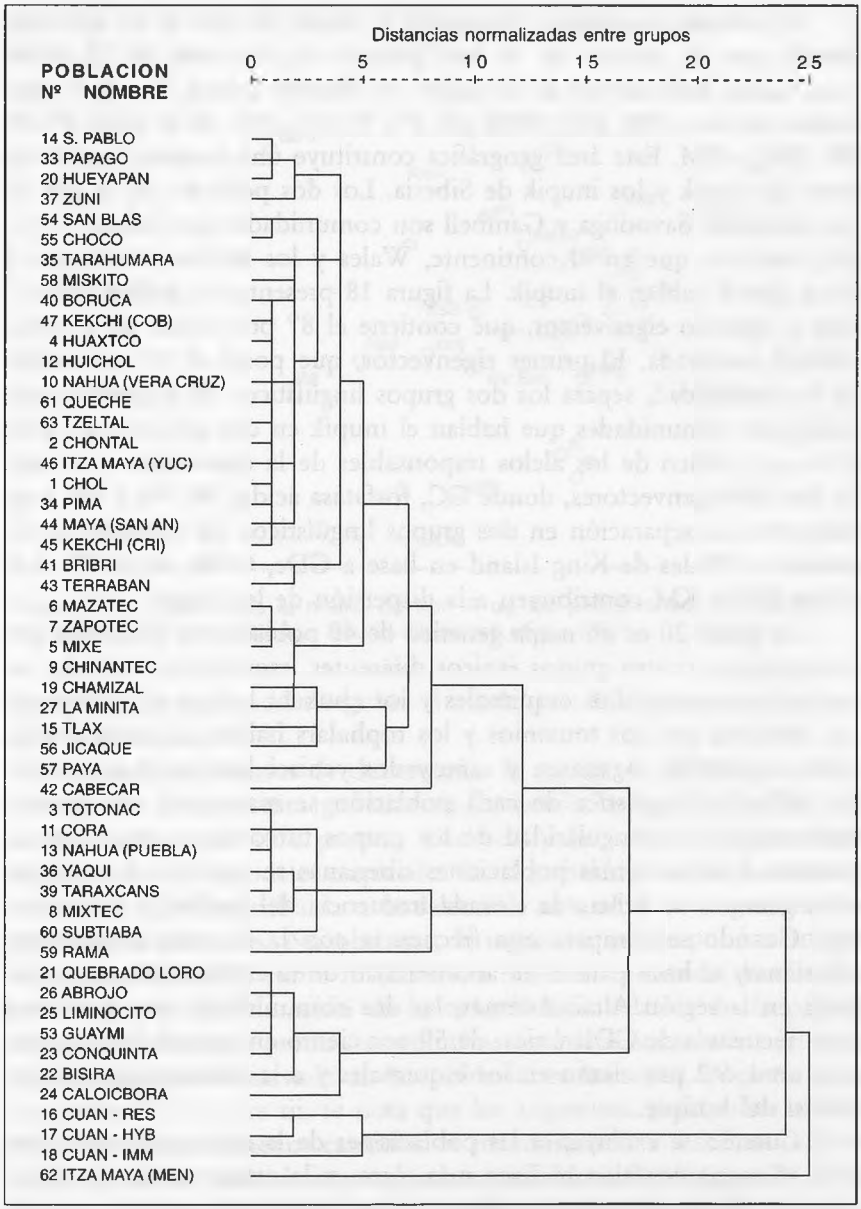

Figura 19. Dendrograma de las poblaciones de América Central empleando el promedio de unión y excluyendo a las poblaciones de caribes negros.

El método topológico utilizando la matriz de tipo R ha sido empleado para el estudio de 14 loci génicos con un total de 21 alelos para cuatro poblaciones de la región de Norton Sound. Los loci estudiados fueron: AB0, RH, MNS, JK, FY, PI, GC, HP, ACP, ESD, PGM, BF, GM y KM. Este área geográfica constituye una frontera lingüística entre los yupik y los inupik de Siberia. Los dos poblados de la isla de San Lorenzo, Savoonga y Gambell son comunidades que hablan el yupik, mientras que en el continente, Wales y los isleños trasladados a King Island hablan el inupik. La figura 18 presenta un gráfico del primer y segundo eigenvector, que contiene el 87 por ciento de la variabilidad observada. El primer eigenvector, que posee el 56 por ciento de la variabilidad, separa los dos grupos lingüísticos. El segundo, separa las dos comunidades que hablan el inupik en dos grupos. La figura 19 es un gráfico de los alelos responsables de la dispersión a lo largo de los dos eigenvectores, donde GC, fosfatasa ácida, Ms, Ns y HP contribuyen a la separación en dos grupos lingüísticos. El segundo eje diferencia a Wales de King Island en base a CDe, CDE, Ms y NS. Los alelos GM y KM contribuyen a la dispersión de los datos.

La figura 20 es un mapa genético de 40 poblaciones siberianas que pertenecen a cuatro grupos étnicos diferentes, esquimales, chukchi, samoyedos y turcos. Los esquimales y los chukchi hablan el paleoasiático, mientras que los touvinios y los tophalars hablan el turco. Por su parte, los nentsi, nganasan y samoyedos yenisei hablan el samoyedo. La afiliación lingüística de cada población se marca por un símbolo determinado. La singularidad de los grupos turcos de la región Altai, provoca que las demás poblaciones siberianas se agrupen. Esta distinción genética se debe a la elevada frecuencia del haplotipo sanguíneo NS. Cuando se compara esta frecuencia con la de otras poblaciones siberianas, se hace patente la anormalidad de la elevada frecuencia hallada en la región Altai. Además, las dos comunidades tuva presentan una frecuencia de CDE única, de 59 por ciento en los todzhanos, frente a un 1 ó 2 por ciento en los esquimales y a la ausencia total en los nentsi del bosque.

Cuando se excluyen a las poblaciones de la región Altai del análisis, el mapa genético se hace más claro, y la estructura de la población de Siberia comienza a salir a la luz (véase la figura 21). Los dos primeros eigenvectores dan cuenta del 62 por ciento de la variabilidad total. Las distintas subdivisiones poblacionales forman diferentes gru-

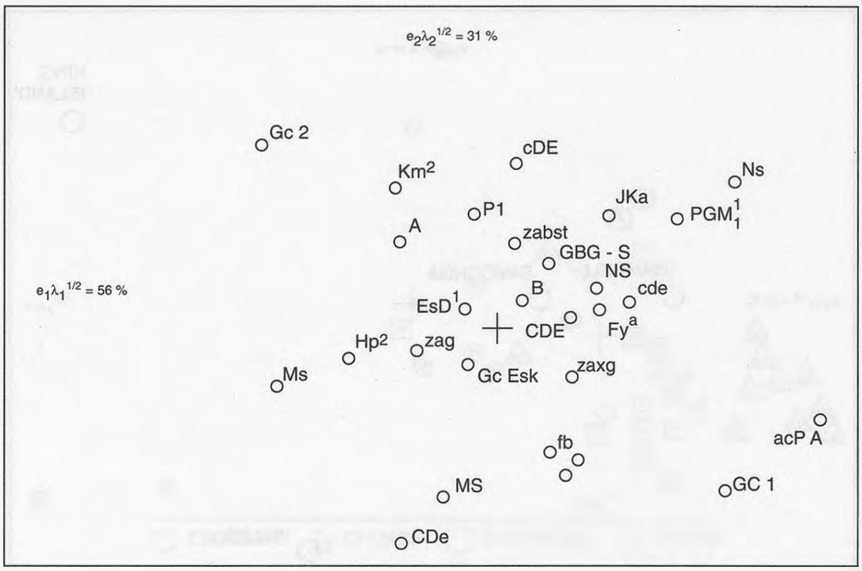

Figura 19a. Gráfico de la matriz de tipo R de las poblaciones de la región de Norton Sound (Crawford *et al.*, 1981).

pos y sugieren que se ha seguido el modelo de Malecot de aislamiento por la distancia.

Todos los intentos de documentar la acción de las fuerzas evolutivas sobre la estructura genética de las poblaciones humanas se han centrado sobre un solo proceso a la vez, y la fuerza determinada es dependiente del modelo empleado. La distribución de las frecuencias genéticas ha sido atribuida a la selección natural, a la migración o a procesos estocásticos. No obstante, la regresión media por heterocigosis de un locus (H) sobre rii (distancia desde el centroide de distribución) permite la valoración de la contribución relativa de la presión sistemática, frente a presiones evolutivas no sistemáticas sobre la variabilidad genética observada en las poblaciones humanas. A partir de la regresión de H sobre rii, se nota que los anguyema (población 16) han experimentado la menor cantidad de mezcla genética y se han diferenciado genéticamente de otros grupos, probablemente por medio de la deriva genética o por el efecto del fundador (véase figura 22). Esta población, situada en la parte baja del río Amguyema, se encuentra más aislada geográficamente que las otras comunidades chukchi.

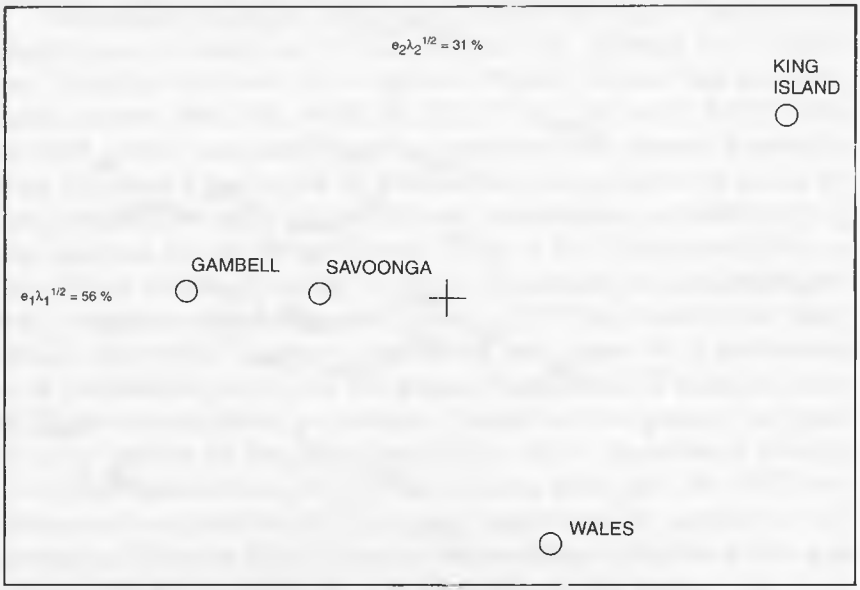

Figura 19b. Gráfica de los alelos que contribuyen a las relaciones genéticas entre las diversas comunidades esquimales (Crawford *et al.*, 1981).

Se ha efectuado un estudio similar (empleando una matriz R y las subdivisiones geográficas y genéticas) para una serie de poblaciones mexicanas (véase figura 23). Se compararon las poblaciones tlaxcaltecas con varios grupos de indios y mestizos mexicanos cuyos datos estaban obtenidos de fuentes bibliográficas. Además de las poblaciones tlaxcaltecas, se utilizó el muestreo efectuado en 1978 por el equipo del laboratorio de Antropología Biológica de la Universidad de Kansas en el pueblo de Hueyepán. Este municipio se halla situado en la región noreste del estado de Puebla, al noreste de Tezuitlán. El primer eigenvector separa Cuanalán y sus subdivisiones, Tlaxcala y Saltillo, de los otros grupos indios mexicanos. Este eje separa aparentemente los grupos mestizos (aquellos en donde ha habido mezcla de genes) de las poblaciones menos hibridadas. Los grupos dispersos a lo largo del segundo eje representan un gradiente geográfico y reflejan, al mismo tiempo, una relación de tipo histórico. Por ejemplo, San Pablo, los nahua de Puebla y Hueyapán, son todos grupos nahua que se originaron en el norte, y que se agrupan en este mapa genético.

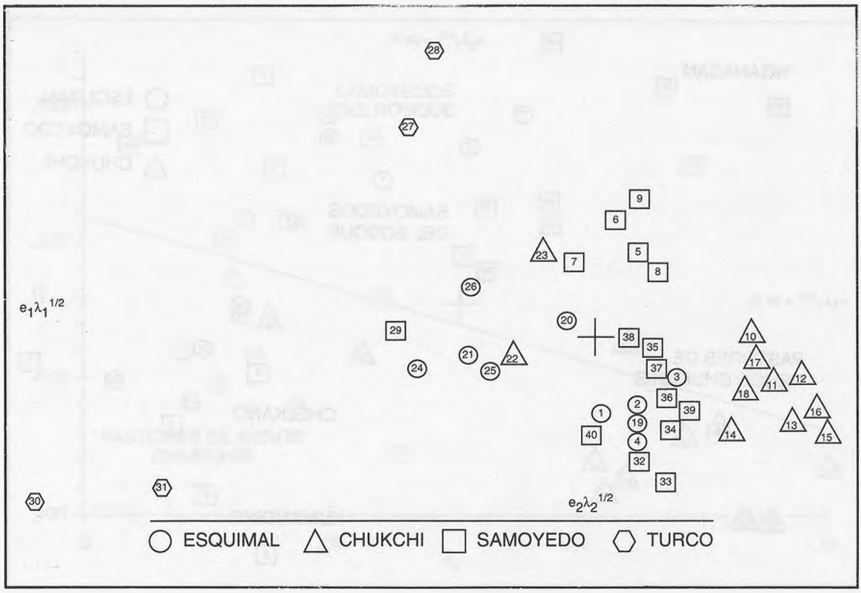

Figura 20. Gráfico de la matriz de tipo R mostrando las afinidades entre 40 poblaciones indígenas siberianas (Crawford y Bach Enciso, 1982).

Mapas genéticos sintéticos

Cavalli-Sforza y sus colegas han construido mapas genéticos sintéticos y los han utilizado para investigar la extensión de la tecnología agropecuaria en el neolítico europeo (Menozzi *et al.*, 1978; Ammerman y Cavalli-Sforza, 1984). Esta metodología se basa en la reducción de las frecuencias génicas a variables sintéticas, mediante el análisis de componentes principales (ACP). Así, se construyen superficies basadas en un sistema de intersecciones (a partir de los datos observados) y con algunos valores generados por medio de un algoritmo. Este método ha sido utilizado para analizar la variabilidad espacial de los grupos sanguíneos y de las frecuencias de las proteínas séricas y de las células sanguíneas en las poblaciones nativas de América del Norte y América del Sur (Suárez *et al.*, 1985; O'Rourke y Suárez, 1986). Suárez *et al.* (1985) han caracterizado la estructura poblacional de América del Norte y América Central empleando 11 alelos y a las 63 poblaciones menos mezcladas. A juzgar por el mapa

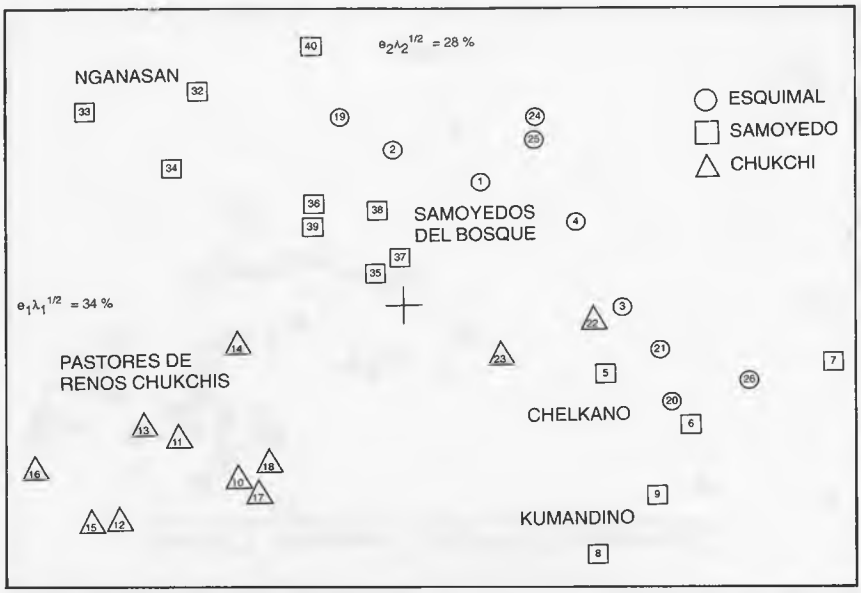

Figura 21. Gráfico de la matriz de tipo R para 35 grupos, excluyendo la región Altai (Crawford y Bach Enciso, 1982).

que publicaron, las poblaciones que estudiaron no estaban repartidas de un modo homogéneo a lo largo del continente, existiendo grandes lagunas de datos a lo largo de la costa occidental y la región del sudoeste de los Estados Unidos. Con todo, se observó un gradiente norte-sur con la dominancia de los loci del grupo Diego y el sistema AB0 en el primer componente, que absorbía cerca del 30 por ciento de la variabilidad original. La característica más sobresaliente de este mapa es una proyección bien definida desde la región oeste y central del Canadá hacia las praderas, terminando en el suroeste de los Estados Unidos. Suárez y O'Rourke interpretan este patrón como representativo de la migración de los athapaskos del sur (apaches y navajos) hacia Nuevo México hace unos 600 a 800 años. La baja frecuencia relativa del alelo AB0*0, y la elevada aparición de A en las poblaciones esquimales se refleja en los mapas genéticos sintéticos por la dicotomía de su primer componente. Los amerindios kutchin del norte de la costa occidental del Canadá se colocan al lado de las poblaciones circundantes debido a las altas cargas del CP para el ha-

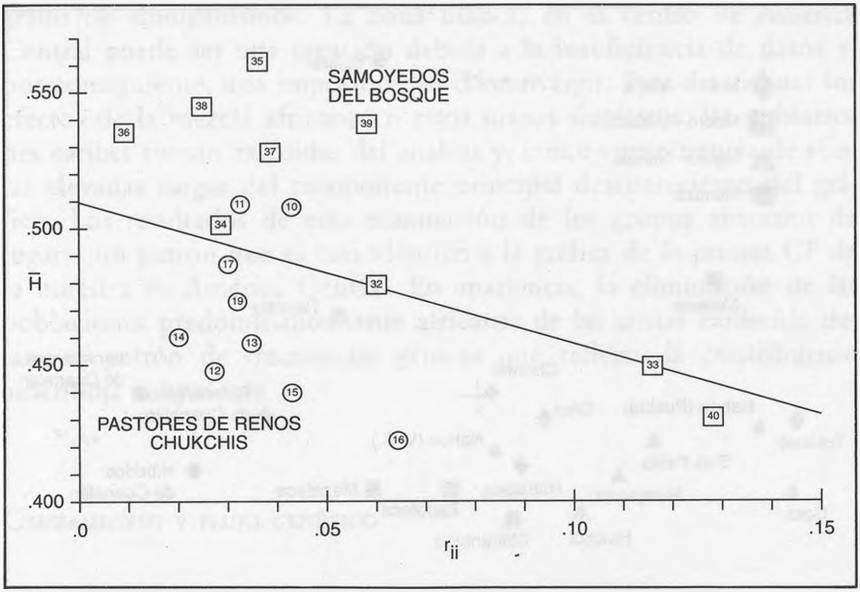

Figura 22. Regresión de la media de heterocigosis por locus sobre Rii para 18 poblaciones siberianas (Crawford y Bach Enciso, 1982).

plotipo RH*R2 y para el sistema Duffy. Si se comparan los patrones generados por los datos completos con aquellos generados por una información más restrictiva, se pone de manifiesto una similitud considerable, por lo que los autores se inclinan por apoyar la observación de Spuhler (1979) de que la hibridación entre indios es un determinante más significativo de las afinidades poblacionales que el flujo genético europeo.

Por su parte, los mapas sintéticos de frecuencias génicas de O'Rourke y Suárez (1986) de las poblaciones indias de América del Sur muestran un patrón que es diferente del que se observa en América del Norte. En lugar de las clinas norte-sur de Norteamérica, las poblaciones de América del Sur presentan espacios locales de diferenciación, que corresponden a unos patrones similares observados por medio de un bioensayo y otros métodos analíticos. Este patrón ha sido producido posiblemente por el aislamiento cultural y ecológico de las poblaciones tribales de América del Sur. Existe una aparente dicotomía entre las poblaciones del altiplano andino y las tierras bajas del Amazonas.

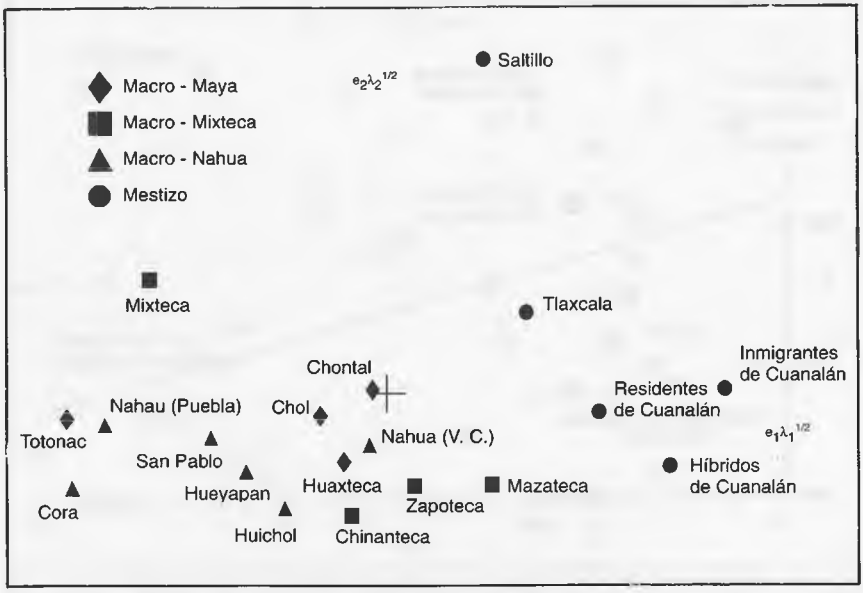

Figura 23. Mapa genético de México en base a 20 poblaciones indias.

Para comprender en mejor medida los efectos del mestizaje en los mapas genéticos sintéticos, O'Rourke y yo examinamos los patrones que resultaban para América Central, a partir de una muestra poblacional más grande (véase figura 24), incluyendo en nuestra muestra un número de poblaciones con proporciones estimadas de mezcla europea y africana. La figura 24 muestra un gráfico con el primer CP de las 63 poblaciones centroamericanas. Las altas cargas indicadas por la primer CP son el resultado del cruzamiento a lo largo de la costa atlántica de América Central. La costa oriental de México contiene unas poblaciones constituidas por híbridos trirraciales con un 20 a un 40 por ciento de mezcla africana, un 28 a un 35 por ciento de genes europeos y un 31 a un 30 por ciento de componente amerindio (Lisker y Babinsky, 1986). La elevada carga del CP se indica como áreas oscuras, y la zona de poca carga se representan por secciones más claras en el mapa. La observación más notable es que Belice, Guatemala y la zona que rodea la costa de la ciudad de México poseen cargas elevadas, como reflejo de la mezcla. El segundo CP tienen las cargas más pesadas que están aparentemente asociadas con el

grado de «indigenismo». La zona blanca, en el centro de América Central puede ser una creación debida a la insuficiencia de datos y, por consiguiente, una imposibilidad de convergir. Para determinar los efectos de la mezcla africana en estos mapas sintéticos, las poblaciones caribes fueron excluidas del análisis y, como consecuencia de ello, las elevadas cargas del componente principal desaparecieron del gráfico. Los resultados de esta eliminación de los grupos africanos da lugar a un patrón que es casi idéntico a la gráfica de la primer CP de la muestra de América Central. En apariencia, la eliminación de las poblaciones predominantemente africanas de las costas caribeñas dejan un patrón de frecuencias génicas que reflejan la contribución amerindia subyacente.

Cruzamiento y flujo genético

Introducción

El cruzamiento genético (flujo genético) constituye una presión de selección de tipo sistemático que aumenta la variabilidad genética en las poblaciones, mientras que reduce las diferencias genéticas entre grupos. Las mutaciones nuevas que se originan en una población pueden verse expuestas, por medio del flujo genético, a nuevos entornos genéticos en diversos ambientes. De este modo, el cruzamiento y el flujo genético entre poblaciones humanas aumenta el potencial adaptativo de las especies proporcionando nuevas combinaciones genéticas en una población dada. Estas combinaciones nuevas son a su vez probadas por la selección natural.

Existen varios métodos para calcular la mezcla genética a partir de las frecuencias alélicas, que pueden indentificarse con las fórmulas originales de Bernstein (1931). Sea un gen A, en las poblaciones progenitoras P1 y P2, con frecuencias q1 y q2. La aparición de este alelo A en la población híbrida H es qH, que es la media de los individuos migradores, o

$$Qh = mql + (1 - m)\, q2 \qquad (11)$$

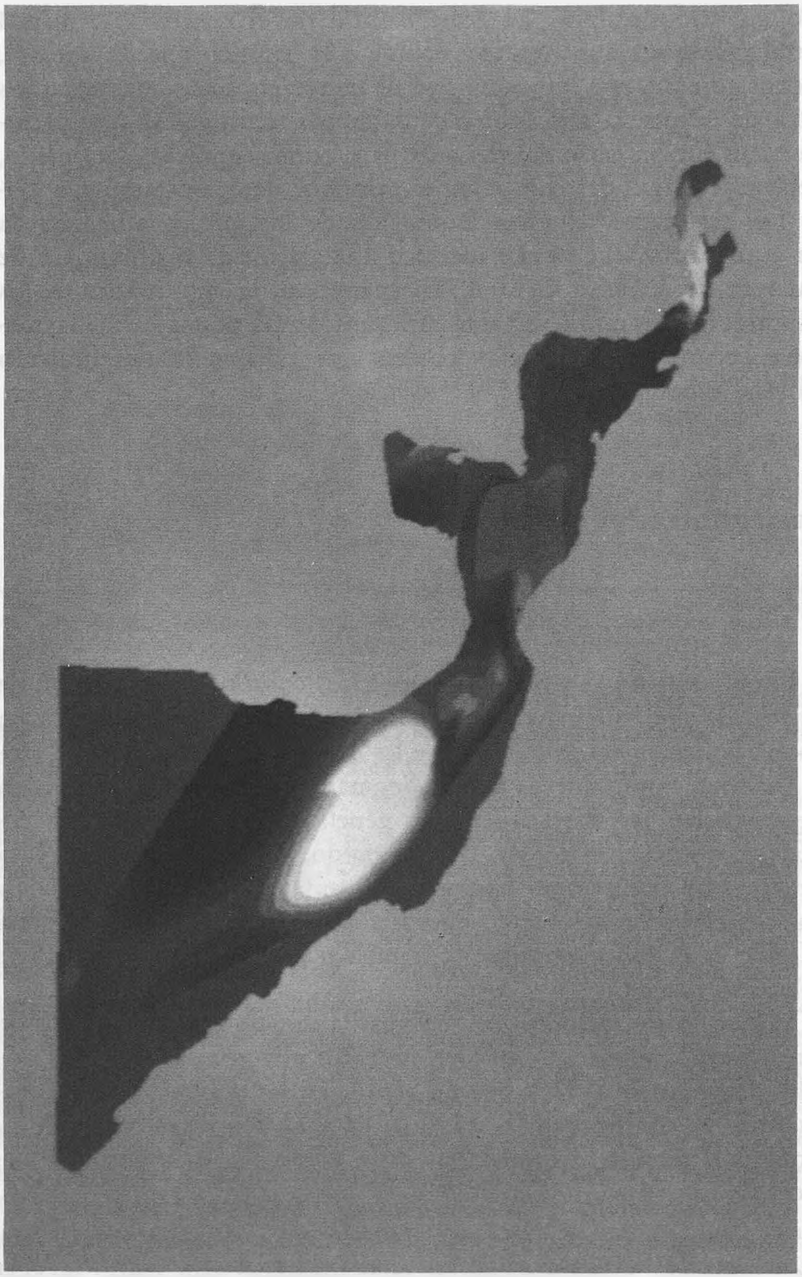

Figura 24. Mapa genético sintético de América Central.

Bernstein (1931) demostró que si las frecuencias de A son conocidas en las poblaciones parentales y en las poblaciones híbridas, entonces la estimación de m, proporción de genes migrantes es

$$m = Qh - q2 \ / \ q1 - q2 \qquad (12)$$

Este método de estimación del cruzamiento genético fue aplicado por primera vez por Da Silva (1949) y Ottensooser (1944) para el estudio de poblaciones tropicales de Brasil.

El modelo original de Bernstein no requiere ningún supuesto a priori respecto a la naturaleza y a la magnitud del flujo genético. No se consideraba, en absoluto, si el híbrido era resultado de un único cruzamiento a gran escala o la consecuencia de un proceso gradual de proporciones diferentes a lo largo de varias generaciones. Por ejemplo, en la formación del acervo genético del grupo afro-americano, el flujo genético procedente de las poblaciones europeas hacia los esclavos africanos tuvieron lugar a lo largo de varias generaciones con magnitudes y direcciones variables. Aún así, las estimaciones de cruzamiento se han restringido al cálculo de la proporción del acervo genético total del híbrido H a partir de P1. Este modelo es la manera más simple de calcular el flujo genético y puede ser representado esquemáticamente en la figura 25. El modelo supone que las frecuencias genéticas parentales, P1 y P2, son conocidas y que la selección natural, las mutaciones y la deriva genética no operan sobre la población. Asimismo, se supone que los migradores proceden de una muestra aleatoria de la población. Los

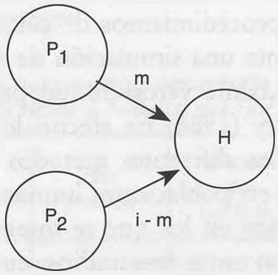

Figura 25. Ilustra un modelo sencillo de flujo genético entre dos poblaciones parentales P_1 y P_2 que forman una población híbrido H, con m y 1-m proporción de genes migrantes.

estudios que he llevado a cabo sobre los indios tlaxcaltecas han revelado que los migradores difieren genéticamente de los sedentarios y que, al menos en México, los migradores poseen un componente africano más grande (Crawford, 1986).

Szathmary y Reed (1978) han presentado un método muy útil para la estimación del cruzamiento genético cuando la magnitud del flujo ha sido pequeña. Esta técnica de cálculo, basada en un conteo génico, ha sido empleada para una población híbrida con componentes europeos y elementos indios norteamericanos. El método proporciona el límite superior de cruzamiento en situaciones donde los genes europeos se hallan distribuidos de forma desigual en la población.

Algunos investigadores han combinado información procedente de cierto número de loci para el cálculo de un índice compuesto m. Por ejemplo, Krieger *et al.* (1965) han calculado el valor de m para una gran población trirracial del noreste de Brasil, empleando una estimación de máxima verosimilitud. Roberts y Hiorns (1962, 1965) propusieron la medición del cruzamiento, por el método de los mínimos cuadrados, en donde se asumen poblaciones parentales con frecuenciaas génicas conocidas y la no ocurrencia de selección natural o deriva genética. Un método de regresión múltiple para el cálculo de m, propuesto por Crawford *et al.,* 1976, proporciona una estimación del flujo genético similar a las estimaciones llevadas a cabo por Chakraborty (1975) y Cavalli-Sforza y Bodmer (1971). Estos métodos fueron probados con datos de los mestizos tlaxcaltecas, en México, observándose mínimas diferencias en las estimaciones de cruzamiento, y en donde el método de máxima verosimilitud dio una sobreestimación del componente amerindio que contribuía al acervo genético mestizo. Korey (1978) ha probado las eficacias relativas de estos procedimientos de cálculo empleando datos genéticos generados mediante una simulación de Monte Carlo, encontrando que el método de máxima verosimilitud proporciona los resultados más precisos. Chakraborty (1986) ha efectuado, recientemente, una revisión y evaluación de los diferentes métodos y modelos para la estimación del cruzamiento en poblaciones humanas.

Existen varios estudios en los que se intenta llevar a cabo la cuantificación del cruzamiento entre amerindios, europeos y, en algunos casos, africanos. Con algunas excepciones, la mayor parte de estos estudios empleaban el método de Bernstein con uno o dos loci seleccionados. Por ejemplo, Matsson (1970), ha basado sus estimacio-

nes del flujo genético europeo en la frecuencia del alelo AB0*A. Estas estimaciones de m, basadas en el grupo AB0 no parecen ofrecer mucha fiabilidad. No obstante, el uso de alelos que aparecen con frecuencias elevadas en una población, pero que se hallan ausentes en otra, puede proporcionar aproximaciones más razonables sobre la magnitud del flujo genético. Un ejemplo de tales marcadores genéticos son los haplotipos GM, como el GM*FB, que aparecen en Europa o el GM*ABS, que se encuentra en las poblaciones africanas.

Hibridación en el Nuevo Mundo

Valoración continental

Un modo de efectuar valoraciones de tamaño continental de la cantidad de mezcla procedente del exterior en los grupos amerindios, se encuentra facilitada por los estudios de los grupos sanguíneos de cerca de 500 tribus, compilados por Post *et al.* (1968). Estos autores emplearon las frecuencias de los alelos de los grupos sanguíneos para clasificar las muestras procedentes de las tribus en tres grupos: sin mezcla, menos del 5 por ciento de mezcla procedente del exterior y más del 5 por ciento de mezcla externa. Más adelante se halla un desglose de los valores y porcentajes de las muestras de las tribus en estas tres categorías.

Es probable que la mezcla procedente del exterior sea de algún modo más grande que los porcentajes indicados, ya que algunos de los responsables de la toma de muestras no tuvieron en cuenta a los individuos que parecían mestizos.

Tabla 17. Estimaciones de cruzamiento comparando muestras de poblaciones indias de América del Norte y América del Sur (de Post *at al.*, 1968)

	Sin mezcla	Menos de un 5 %	Más de un 5 %	Total
América del Norte	9 (9,5 %)	23 (24,4 %)	62 (65 %)	94 muestras
América Latina	121 (31,4 %)	170 (42,7 %)	107 (27 %)	398 muestras

Se aprecia claramente que la mezcla con las poblaciones europeas y africanas ha sido mucho más rápida que en los indios de Latinoamérica. Sólo el 9,5 por ciento de las muestras procedentes de América del Norte son consideradas sin mezcla, contra un 27 por ciento en América Latina. En el otro extremo, el 65 por ciento de las muestras norteamericanas indican una mezcla procedente del exterior por encima del 35 por ciento, en contraste con el 27 por ciento de Latinoamérica. Por lo tanto, respecto al cruzamiento procedente del exterior, los indios de América Latina se hallan en la actualidad en la misma situación que se hallaban los indios de América del Norte hacia 1880. La precisión de estos cálculos está en función de la fiabilidad de los marcadores genéticos utilizados para estimar m. Es necesario comprender que la selección que se efectúa para estudiar serológicamente a las poblaciones indias, así como la selección de una muestra de la población son variables que no pueden ser controladas. Por lo tanto, este resumen de porcentajes de mezcla es sólo una aproximación a la situación real.

Para el caso de América del Norte, la región del suroeste contiene las poblaciones indias más íntegras, con las proporciones de mestizaje generalmente más bajas. De las nueve poblaciones consideradas sin mezcla por Post y sus colegas, seis se encuentran en esta región. Estas tribus son: apache, navajo, maricopa, mohave, pima y papago. Las frecuencias de los grupos sanguíneos apoyan esta conclusión.

M. T. Newman ha resumido, con profusión de detalles, los porcentajes de cruzamiento de las poblaciones latinoamericanas a partir de la compilación de las frecuencias génicas de Post *et al.* (1968), (véase tabla 18). Este desglose de la cantidad de mezcla genética efectuada por Newman se halla un tanto desfasada, existiendo en la actualidad menos poblaciones sin mezcla. Este resumen fue realizado en los primeros años de la década de los setenta, y constituyen las mejores estimaciones de aquella época. Por ejemplo, Newman caracteriza a los yupa como tribu completamente pura. Este grupo, se vio forzado a emigrar a una región inhóspita de la frontera entre Venezuela y Colombia, tierra que no presentaba ningún interés para los colonos. Las tribus de las tierras bajas del Amazonas que se hallaban relativamente carentes de mezcla en la década de los sesenta, se han visto enfrentadas a los ataques de los colonos y explotadores que están devastando la selva e hibridándose con los nativos. En la región sur de América del Sur, paí-

Tabla 18. Cruzamiento en las poblaciones amerindias de Latinoamérica (Newman, notas sin publicar)

Área o grupo	Sin mezcla	<5 % de mezcla	>5 % de mezcla	Totales
Refugio yupa	100 %	–	–	13
Tierras bajas de Sudamérica	67	5	28	93
América Central (sin contar mayas)	56	5	38	16
Costa oeste de América del Sur	38	16	47	32
Gran Chaco	35	15	50	20
Mayas (México y Guatemala)	33	44	22	27
Altiplano andino	32	21	47	19
Sur de América del Sur	19	44	37	16
México (sin contar los mayas)	11	31	57	35

ses tales como Argentina, Uruguay y Chile, donde los europeos se asentaron en mayor densidad, sólo existen meros vestigios de las poblaciones indígenas.

Existe una variabilidad tremenda en cuanto al grado de mestizaje entre las poblaciones nativas de América y los europeos o africanos. Gran parte de esta variabilidad aparece como resultado de episodios históricos tales como la intensidad del despoblamiento debido a la introducción de enfermedades del Viejo Mundo, los tamaños poblacionales y la cultura de los amerindios.

El acervo genético de las poblaciones de caribes negros de la isla de San Vicente o de Dominica son una amalgama casi en proporciones iguales de africanos e indios caribes o arawaks. No existe ninguna población sin mezcla en toda la región del Caribe. Los grupos costeros de América Central, por su parte, han experimentado un flujo genético considerable procedente de los esclavos africanos llevados para trabajar en las plantaciones de frutas. En contraste, las tribus del Amazonas, debido a su localización en el trópico, con unos entornos inhóspitos, pudieron impedir el flujo genético hasta muy recientemente. Para ilustrar la relación entre los sucesos históricos, biológicos y culturales en la creación de las poblaciones híbridas y mestizas, haré una revisión de los procesos implicados en la formación de determinadas poblacio-

nes. He investigado tres de estos grupos, que representan el Ártico (esquimales), México (tlaxcaltecas) y el Caribe (caribes negros). Además, daré unos ejemplos correspondientes a América del Norte y América del Sur.

Esquimales de la isla de San Lorenzo

Antes de la llegada de los europeos, el tamaño de la población de la isla de San Lorenzo (situada en el estrecho de Bering, entre Siberia y Alaska) se estimaba entre 1.500 y 4.000 habitantes (Foote, 1965; Burgess, 1974). La población se hallaba subdividida en cinco áreas principales, constituidas por hasta 35 poblados costeros, los cuales eran, con total seguridad, asentamientos de familias exógamas. Así, las unidades de apareamiento eran series de intercambios de parejas de los diferentes asentamientos.

Hacia fines del siglo XIX, la población de la isla de San Lorenzo sufrió un efecto de cuello de botella significativo. La población se redujo de unos 4.000 hasta un punto mínimo de 222 en 1917 (véase figura 10, capítulo II). Condiciones climáticas anormales, enfermedades epidémicas y severas épocas de hambre fueron responsables directas de la dramática reducción de la población de la isla. Un efecto de esta reducción fue el aumento del reclutamiento de parejas procedentes del continente, en Siberia. Los efectos genéticos de este reclutameinto selectivo de esposas procedentes de Chaplino se manifiesta sensiblemente al efectuar comparaciones mediante distancias genéticas entre los esquimales de la isla de San Lorenzo y los de Chaplino, Siryeniki y Nooyamo. Chaplino muestra afinidades genéticas más extrechas con Savoonga y Gambell que con Siryeniki y Nooyamo (Crawford y Enciso, 1982). Así mismo, se adoptaron algunos niños procedentes de la parte continental de Alaska.

En 1917, la población superviviente de Gambell sufrió una separación al crearse un asentamiento para el pastoreo de renos en Savoonga. Esta nueva población estaba constituida por pastores jóvenes y sus familias. Byard (1981) y Byard y Crawford (1991) han demostrado que el tamaño efectivo (Ne) de la pequeña separación era más grande que la de las poblaciones fundadoras, debido precisamente a que los fundadores de Savoonga eran jóvenes y formaron familias con intensa ac-

tividad reproductora. Como resultado de ello, había una mayor oportunidad para la acción de procesos estocásticos en Gambell que en Savoonga. Este hecho ha sido documentado genéticamente al efectuar una comparación de las dos comunidades (Byard y Crawford, 1991). La conclusión que se deriva a partir de esta comparación es que los episodios históricos específicos juegan un importante papel en la elaboración del acervo genético de una población.

Teniendo en cuenta esta historia singular, los dos asentamientos de la isla de San Lorenzo aparecen como intermediarios en cuanto a afinidades poblacionales entre Siberia y Alaska. Sin embargo, esta posición intermedia no se alcanzó por medio de una presión sistemática de baja magnitud entre la isla, Siberia y Alaska, sino que, el acervo genético de San Lorenzo fue esculpido por un cuello de botella genético, por la adopción de niños procedentes de Alaska y el reclutamiento de mujeres de Siberia. ¿En qué medida ha afectado todo esto al flujo de genes europeos hacia la isla?

Byard *et al.* (1983) mostraron que Gambell poseía una mayor cantidad de mezcla europea (0,81 ± 0,026) que la presentada por Savoonga (0,043 ± 0,014), basándose en las frecuencias génicas de GM*FB. Las estimaciones de cruzamiento a partir de este alelo parecen ser más fiables que las que se efectúan a partir de GM*XAG debido a un error estándar menor. Ferrell *et al.* (1981) observan un nivel ligeramente menor de la mezcla para la isla de San Lorenzo empleando la ténica de máxima verosimilitud de Szathmary y Reed (1978), afirmando que hay un 0,073 de mezcla europea para Gambell y un 0,024 para Savoonga. Para efectuar una comparación, Byard *et al.* (1983) estimaron un valor de m para Wales, en Alaska, que era de 0,074 ± 0,028 y el de King Island, que no contenía ningún gen de procedencia europea, por lo que presentaba un m de 0,0. En el otro extremo, el acervo genético de los esquimales augpilagtok, de Groenlandia, presentan una mezcla de 0,40 con los europeos (Steinberg *et al.*, 1961).

A pesar del aislamiento geográfico, la pesca de ballenas puso a los poblados de la Isla de San Lorenzo en contacto con los europeos. Este contacto con los balleneros introdujo tanto enfermedades como genes europeos en esta población esquimal. Después del efecto del severo cuello de botella genético al principio de este siglo y la subdivisión de la isla en dos asentamientos, las poblaciones esquimales experimentaron un flujo genético menor. Así, durante la Segunda Guerra Mundial,

hubo un flujo genético adicional en Gambell debido a la presencia de una base de la Fuerza Aérea. Aunque no existen diferencias significativas en términos de heterocigosis entre los dos asentamientos, si se efectúa una comparación entre individuos con mezcla e individuos sin mezcla, se observa la mayor heterocigosis esperada en personas con mezcla en la familia.

Nativos de América del Norte

El cruzamiento de los amerindios con los europeos y africanos varía ampliamente entre aquellas regiones que han experimentado el contacto más intenso —o de mayor duración— con los colonos, y aquellos grupos que han permanecido aislados social o geográficamente. El borde atlántico junto con ciertas regiones del sudeste de los Estados Unidos poseen las tasas de cruzamiento más altas, aproximándose a un 50 por ciento (Pollitzer *et al.*, 1967; Szathmary y Auger, 1983). Se ha detectado una pequeña cantidad de mezcla con elementos africanos en algunas poblaciones indias. Pollitzer *et al.* (1967) estiman que el 6 por ciento de los genes de los catawba (de Carolina del Sur) son de origen africano. Algunos marcadores africanos han sido observados en diversas tribus, pero con frecuencias bajas.

Szathmary y Reed (1974) han estimado el grado de flujo genético europeo en dos comunidades ojibwa del Ontario, que han estado en contacto con los europeos desde hace más de 300 años. Así, empleando las frecuencias génicas de diversos marcadores sanguíneos, una comunidad ojiwba presentaba una media estimada del 29 por ciento de antepasados europeos, mientras que la otra no presentaba prácticamente ninguno de los marcadores. Se trata de una manera de enfocar el estudio del cruzamiento entre dos poblaciones diferentes.

Si se dispone de genealogías completas, fenómeno raro ya que la gente normalmente no la conoce, o se olvida, pueden identificarse historias familiares individuales hacia atrás en el tiempo, así como estimar el cruzamiento a partir de la reunión de datos familiares. Estudios intensivos llevados a cabo en los navajo ramah de Nuevo México, han proporcionado algunas genealogías familiares que se remontan a ocho generaciones y, al juntar estos registros familiares, se ha observado que esta población absorbía un gran número de individuos de otras tribus

en las últimas centurias, y un número no poco importante de ancestros europeos. La mayor parte de los ascendientes europeos proceden del siglo XVII y XVIII a través de los hijos de las mujeres navajo que fueron esclavizadas por los españoles, pero que pudieron escapar y retornaron a la tribu. Sphuler y Kluckhohn (1953) usaron algunas de estas genealogías para medir la intensidad de endogamia en los navajo ramah. El nivel medio que hallaron para la población total era de 0,0066, una cantidad moderada si se la compara con otras poblaciones humanas.

Caribes negros

Para estimar el nivel de cruzamiento genético de los caribes negros se empleó inicialmente un modelo dihíbrido simple, que partía de la premisa de que los amerindios caribes se habían hibridado con africanos dando lugar al acervo genético híbrido de la isla de San Vicente. Sin embargo, reconstrucciones prehistóricas han revelado que el componente amerindio era en realidad un híbrido de caribes y arawaks. La población ancestral africana de los caribes negros se originó a partir de varios grupos étnicos diferentes de África occidental, por lo que debería analizarse en sí misma como componente híbrido. Así, desde 1517 hasta 1646, este componente africano fue introducido en la población isleña de San Vicente de varios modos: 1) esclavos huídos de islas ocupadas por europeos; 2) asaltos de los caribes contra diversos asentamientos de las islas cercanas; 3) posibles naufragios de barcos con esclavos. De este modo, la probabilidad de que los africanos procediesen de una sola población es realmente baja. Por otra parte, las evidencias que aportan los marcadores genéticos europeos revelan un flujo genético procedente de las poblaciones criollas de la isla de San Vicente y de la costa de América Central en el acervo genético de los caribes negros. La presencia de los alelos de albúmina tipo México en los caribes negros de América Central, junto con su ausencia en la población de la isla de San Vicente, dan cuenta de la magnitud del flujo genético procedente de los amerindios de las tierras altas al emplazamiento de los caribes negros.

El acervo genético de los caribes negros experimentó una serie de hibridaciones que dieron forma a la variabilidad que presentan en la ac-

tualidad. De hecho, este modelo complejo de cruzamiento en los caribes negros, aún impide dar cuenta de las numerosas subdivisiones poblacionales que tuvieron lugar durante la colonización de la costa de América Central. Las fuerzas selectivas asociadas con las enfermedades, como la malaria, son ignoradas también por este modelo de cruzamiento genético. Aparentemente, estas clases de modelos proporcionan una aproximación grosera acerca de las bases evolutivas para la variabilidad genética observada en las poblaciones humanas, mientras que, por otro lado, ignoran cierto número de fuerzas evolutivas que entran en juego.

Las estimaciones de cruzamiento de las poblaciones de caribes negros de la isla de San Vicente y de los asentamientos en la costa de América Central levantan una serie de contradicciones interesantes. Mientras que la proporción de la contribución genética africana o amerindia es de casi un 41 a un 42 por ciento en la bahía de Sandy (San Vicente), la mayoría de las poblaciones de caribes negros de la costa de América Central presentan una contribución africana que va de un 70 a un 75 por ciento (véase tabla 19). Los caribes negros de América Central se originaron en la isla de San Vicente, desde donde aproximadamente 2.000 fueron deportados en 1797. Esta pequeña población fundadora dio como resultado a los alrededor de 100.000 garifunos que habitan en la actualidad América Central en 54 poblados dispersos desde la ciudad de Belice hasta Santa Fe, en Nicaragua. Los caribes negros que evitaron ser deportados por los británicos en 1797, dieron origen a los caribes negros de San Vicente. La disparidad en la proporción de contribución africana entre los de San Vicente (41 por ciento), y los de Livingston (70 por ciento) y Punta Gorda (75 por ciento) ha hecho surgir ciertas interrogantes acerca de una selección en la deportación efectuada por los británicos. ¿Deportaron los británicos los fenotipos más africanos dejando a los caribes negros que poseían una apariencia más amerindia? No existen evidencias históricas que apoyen esta teoría. Los informes procedentes del siglo XVIII y de principios del XIX describían los fenotipos caribes en Honduras como si fueran principalmente indios. E.G. Squier, escribiendo bajo el seudónimo de Samuel Bard, en un informe acerca de un pueblo hondureño cerca de Trujillo escribió lo que sigue:

> La mayoría son indios puros, no grandes, pero musculosos, con una piel ruda y cabellos largos y lacios. Estos eran llamados los caribes

> rojos o amarillos. Otra porción son muy oscuros con cabello rizado y delatando inequívocamente una gran infusión de sangre negra, y son llamados caribes negros.

Thomas Young notó asimismo una gran variabilidad entre los caribes negros, llegando a la conclusión de que «Algunos son negros como el carbón, otros nuevamente tan amarillos como el azafrán» (Young, 1947, p. 123).

Durante mi primer trabajo de campo con los caribes negros de Livingston, no logré observar dicha variabilidad. La mayoría de los caribes negros parecían fenotípicamente africanos, y eso se mostraba en términos genéticos.

Teniendo en cuenta la proporción casi idéntica de genes africanos y amerindios en la bahía de Sandy (el 58 por cien africano en Owia refleja un flujo genético procedente de los criollos que residen en este poblado) no parece claro por qué los caribes negros de América Central son en términos genéticos predominantemente africanos. Mi explicación inicial era que se habían mezclado con los criollos que ya estaban en la costa de centroamérica. Sin embargo, esto no se corresponde con los bajos niveles de genes europeos presentes en localidades como Livingston.

Los criollos de América Central presentan una mezcla europea del 17 al 33 por ciento, si hubiera ocurrido un flujo genético a gran escala entre los criollos y los negros caribes, debería existir más del 1 por ciento de mezcla europea en Livingston. Derek Roberts, uno de mis antiguos profesores, sugirió que esta disparidad puede deberse a la selección. Así, los caribes negros de la costa de Honduras, Belice y Guatemala se vieron expuestos a una severa selección debido a la malaria (P. falciparum) y al paludismo (P. vivax).

Los individuos que llevaban genotipos con hemoglobinas S y C y el alelo FyFy de Duffy habrían tenido mayores posibilidades de sobrevivir por infección de malaria. Hay una mayor probabilidad de que los individuos que llevan los fenotipos anormales para la hemoglobina y el fenotipo nulo de Duffy procedan de África. Así, la selección debe haber operado de manera indirecta en favor de aquellos individuos con una mayor cantidad de ascendientes africanos y con fenotipos más africanos.

Tabla 19. Estimación del cruzamiento en las poblaciones de negros caribes de la isla de San Vicente y de América Central (Schanfield *et al.*, 1984; Crawford *et al.*, 1981)

Población	Africana	Europea	Amerindia
San Vicente			
Bahía de Sandy	41 %	17 %	42 %
Owia	58 %	10 %	32 %
América Central			
Livingston	70 %	1 %	29 %
Stann Creek	75 %	3 %	22 %
Punta Gorda	71 %	5 %	24 %

Tlaxcaltecas de México

Debido a su singular historia, los habitantes del valle de Tlaxcala, en México central, lograron evitar los múltiples efectos devastadores de la colonización española. Los tlaxcaltecas habían sido grandes enemigos de los aztecas, que vivían en el valle contiguo. Así, los tlaxcaltecas establecieron una alianza militar (conocida como Segura de la Frontera) contra sus tradicionales enemigos. Juntos, los españoles y los tlaxcaltecas provocaron la caída del Imperio Azteca. La corona española otorgó a los tlaxcaltecas, en compensación por los servicios prestados, una serie de privilegios entre los que se incluían la administración de Tlaxcala desde unos pocos centros administrativos dentro del valle. Esto permitió el desarrollo de un proyecto para estudiar el cruzamiento en el valle de Tlaxcala en uno de esos centros administrativos y en emplazamientos tlaxcaltecas que habían sido trasladados a varias regiones de México.

Las estimaciones de cruzamiento en las comunidades tlaxcaltecas se efectuaron empleando dos diferentes métodos. Uno de ellos se basaba en la comparación de un solo locus (técnica de Bernstein), utilizando las frecuencias de los haplotipos de GM (Schanfield, 1976; Schanfield *et al.*, 1978). El segundo método empleaba diversas técnicas de análisis así como un amplio muestrario de frecuencias génicas para la estimación de la mezcla (Crawford *et al.*, 1976). Desgraciadamente, no fue posible efectuar la tipificación de GM en las poblaciones del valle de Tlaxcala (San Pablo del Monte y la ciudad de Tlaxcala). Se eligió a estas dos comunidades debido a sus distintos niveles de mes-

tizaje. El pueblo de San Pablo está situado al pie del volcán La Malinche, y presentaba un alto nivel de endogamia de acuerdo con nuestros colegas antropólogos culturales. No obstante, Lisker ha cuestionado el supuesto de que San Pablo sea principalmente indio, con poca o ninguna mezcla, afirmando a partir de las frecuencias de diversos alelos como el AB0*A, que esta comunidad ha experimentado flujo genético europeo. Si San Pablo experimentó realmente un cruzamiento con elementos europeos, entonces la magnitud del flujo genético en la ciudad de Tlaxcala ha sido ligeramente subestimada.

La tabla 20 ofrece un resumen de las estimaciones de cruzamiento para varias subdivisiones de las poblaciones tlaxcaltecas. Las estimaciones para San Pablo del Monte y la ciudad de Tlaxcala están basadas en métodos de máxima verosimilitud. El acervo genético de la ciudad de Tlaxcala contiene alrededor de un 70 por ciento de componentes indios, 22 por ciento europeo y 8 por ciento africano. El origen de los genes africanos para esta población se encuentra bajo debate, ya que históricamente no hay pruebas de un flujo genético procedente de las áreas costeras de México que sí presenta un considerable componente africano. Además, en un modelo híbrido birracial para la población de Tlaxcala, el componente europeo se estima en un 30 por ciento, por lo que en el componente africano en el modelo trirracial aparece «la costa» de la mezcla europea, mientras que la proporción amerindia permanece inalterada. Yo he sugerido que una posible fuente de estos genes africanos pueda ser la influencia morisca en la armada española. De este modo, es posible que estemos observando, 400 años después, genes que llegaron a España a través del norte de África.

Existe una variación considerable respecto a la mezcla entre los indios tlaxcaltecas, como puede apreciarse en la tabla 20. Aún sin considerar a San Pablo, el núcleo de los tlaxcaltecas trasladados, residentes en Cuanalán, han experimentado poca mezcla con los europeos. En los últimos veinte años Cuanalán ha hecho las veces de sitio de paso para los emigrantes procedentes de la ciudad de México, emigrantes que son los responsables de este flujo genético y que no constituyen una muestra aleatoria, sino que presentan un cruzamiento considerablemente mayor con elementos africanos y europeos (Crawford, 1986). Los tlaxcaltecas fueron emplazados en Saltillo en 1591, fecha en que 400 familias procedentes del estado de Tlaxcala fueron trasladadas ha-

Tabla 20. Estimaciones del cruzamiento para las poblaciones de Tlaxcala y sus porciones trasladadas a Cuanalán y Saltillo (Crawford y Devor, 1980)

Población	Grupos parentales		
	India	Española	Africana
San Pablo*	100 %	0 %	0 %
Tlaxcala*	70 %	22 %	8 %
Cuanalán			
Residentes	96 %	4 %	0 %
Híbridos	83 %	14 %	3 %
Inmigrantes	66 %	29	5 %
Saltillo			
Chamizal (residentes)	52 %	45 %	3 %
La Minita (inmigrantes)	58 %	36 %	6 %

* Estimaciones efectuadas mediante el método de máxima verosimilitud; el resto de las estimaciones se basan en el método de Bernstein, empleando haplotipos GM.

cia el norte. Estas familias se cruzaron con la guarnición española situada cerca del actual Saltillo, dando lugar a un acervo genético que posee casi un 48 por ciento de genes no indios.

Este ejemplo de los tlaxcaltecas, con sus realocaciones, indica en qué medida los sucesos históricos particulares juegan un papel preponderante en los patrones de mezcla observados. Así mismo, ilustra las complejidades de la mezcla poblacional. La relativamente elevada contribución africana en el área norte de México fue el resultado de actividades mineras que trajeron consigo mucha gente de origen africano. En contraste, la mezcla africana de la ciudad de Tlaxcala puede haberse originado por el componente morisco de la armada española.

Lisker *et al.* (1990) han efectuado estimaciones del grado de mestizaje para cuatro ciudades mexicanas, León, Mérica, Oaxaca y Saltillo, observando que todas las muestras procedentes de estas ciudades podían caracterizarse como híbridos trirraciales, constituidos por genes africanos, indios y europeos. Oaxaca poseía la proporción más baja de mezcla africana y europea (2 y 31 por ciento respectivamente), mientras que León poseía el porcentaje de mezcla más elevada, con un 8 y

un 40 por ciento para los componentes africano y europeo, respectivamente. Estos datos indican que México se está convirtiendo rápidamente en una población híbrida trirracial, a medida que el movimiento migratorio hacia los centros urbanos se acelera.

Indios de América del Sur

Las poblaciones indias de América del Sur varían enormemente respecto a la cantidad de mestizaje. Las regiones costeras son principalmente trihíbridas, mientras que, a orilla de los afluentes del Amazonas, existen unas pocas poblaciones con escaso o ningún flujo genético procedente de los europeos o africanos. Estos grupos están desapareciendo rápidamente, a medida que los colonos y buscadores de oro brasileños van adentrándose en la selva en busca de oportunidades y riquezas en forma de oro. Neel *et al.* (1977) han intentado evaluar el grado de cruzamiento de los macushi y wapishana con los neobrasileños. Los antiguos estudios señalaban que no había mezcla ni con los europeos ni con los africanos, excepto para dos individuos que presentaban un fenotipo sanguíneo distinto del grupo 0. En fechas más recientes el panorama ha cambiado, así, Neel y sus colegas han estimado, a partir de los haplotipos GM, que el acervo genético de los wapishana presenta un 2,1 y un 2,5 por ciento de genes europeos y africanos, respectivamente. La tribu macushi, por su lado, presenta de un 1 a 2 por ciento de genes europeos y ningún rastro de mezcla neobrasileña africana. Lo que muestra este estudio es que, incluso las poblaciones más aisladas, antiguamente, de América del Sur se cruzan en la actualidad con colonos y mineros.

Santos *et al.* (1983) han estudiado la población híbrida trirracial que reside en Manaos, en Brasil. Esta comunidad fue fundada en 1669 y se edificó como guarnición designada para proteger los intereses portugueses y prevenir invasiones holandesas y españolas. Los primeros análisis utilizaban las frecuencias de los marcadores sanguíneos y revelaron que el acervo genético de esta población consiste en un 61 por ciento de componente portugués, un 27 por ciento de componente amerindio y un 12 por ciento de origen africano. Por lo tanto, en algunas regiones del Brasil, existen localidades en donde los nativos americanos constituyen una minoría.

Conclusión

Los efectos del mestizaje

El mestizaje en los pueblos nativos del Nuevo Mundo ha ocasionado una serie de efectos evolutivos, como el aumento de la heterocigosis y una mayor similitud genética entre las poblaciones. La variación de las proporciones de mezcla con los europeos y africanos puede también oscurecer la estructura poblacional amerindia subyacente que ha evolucionado durante miles de años. Sin embargo, la asociación entre latitud y heterocigosis genética en las poblaciones amerindias puede ser un resultado de la migración norte-sur de los fundadores siberianos que vinieron al Nuevo Mundo.

Heterocigosis

El aumento de la heterocigosis genética debida al cruzamiento ha sido documentada en los esquimales de la isla de San Lorenzo (Byard *et al.*, 1983). A pesar de un grado de cruzamiento variable, no se pudo demostrar diferencias poblacionales significativas respecto a la heterocigosis en cuatro grupos esquimales (Savoonga, Gambell, Wales y King Island). Sin embargo, al efectuar un estudio comparativo de individuos de Savoonga y de Gambell con historias familiares que indican un cierto grado de cruzamiento, se observa un aumento significativo de la heterocigosis (respecto a diez loci) entre los grupos mezclados. Por ejemplo, en Gambell, el grupo que presentaba mezcla poseía un nivel de heterocigosis (H) del 39 por ciento frente a un 28 por ciento para los que no presentaban cruzamiento en sus antepasados.

Los caribes negros presentan niveles excepcionales de variabilidad genética, resultado de un origen trirracial y de las múltiples etnias de las poblaciones fundadoras. De los 29 loci examinados para los caribes negros, 26 son polimórficos y sólo tres son monomórficos (malato deshidrogenasa, lactato deshidrogenasa y fosfoglucomutasa-2). El promedio de heterocigosis por locus (D) para los caribes negros de la isla de San Vicente es del 46 por ciento. El D para los negros caribes de América Central es casi idéndito (45 por ciento), lo cual refleja los complejos orígenes de esta población. Ya que algunos fenotipos de GM son

normalmente específicos de las poblaciones de ciertas distribuciones geográficas, los grupos hibridados presentan numerosas combinaciones nuevas de genes. Por ejemplo, mientras las poblaciones europeas presentan de 10 a 12 fenotipos de GM, los negros caribes de San Vicente poseen 42 fenotipos de GM diferentes, y los de Belice presentan 28 fenotipos distintos. Esta variabilidad genética se mantiene gracias a diversos mecanismos de tipo social y demográfico que se comentan a continuación: 1) la existencia de viviendas en donde cada hombre posee un gran número de esposas, en lugar de parejas permamentes, da lugar a una reorganización genética en proporciones aceleradas en cada generación; 2) existe una alta tasa de migración con un 12 por ciento de apareamientos exógamos y un 20 ó 30 por ciento de hijos nacidos en grandes comunidades poseen padres procedentes de diferentes etnias. Existe un flujo genético constante procedente de las poblaciones mayas circundantes hacia los poblados costeros habitados por caribes negros; 3) porcentajes de elevada fertilidad en comunidades grandes y pequeñas. Firschein (1984) encontró una media de 5,84 hijos por madre de más de 60 años de edad en los pueblos, mientras Brennan (1983) encontró en los poblados rurales 10,9 nacimientos vivos por mujer de más de 44 años (ver capítulo III).

Los estudios efectuados sobre los caribes negros proporcionan algunas ideas acerca de la evolución y la dinámica de una población humana en proceso de expansión y colonización, como aquellas de los primeros homínidos que poblaron el planeta. La íntima relación entre la etnohistoria de un grupo —en forma de sucesos históricos únicos tales como las divisiones y fusiones de un acervo genético— y la estructura y la variabilidad genética, se ponen claramente al descubierto en poblaciones tales como la de los caribes negros. Finalmemte, el éxito evolutivo de los garifunos y de otros grupos de origen africano puede entenderse exclusivamente a partir de la interacción de las características culturales y genéticas de las poblaciones. La tremenda variabilidad genética asociada a la presencia de genes que permiten una adaptación frente a la malaria (hemoglobinas AS, AC, deficiencia de G-6-PD y el genotipo FyFy de Duffy) ha contribuido a la explosión poblacional de los caribes negros en América Central.

Beals y Kelso (1975) afirmaron la existencia de una relación entre la complejidad sociocultural y la heterocigosis genética. Suárez *et al.* (1985) volvieron a examinar esta hipótesis estudiando a 82 poblaciones

amerindias, encontrando que cuando se controlan las diferencias debidas a la latitud, no existe una relación significativa entre la complejidad sociocultural y la heterocigosis. Sin embargo, su trabajo (O'Rourke *et al.*, 1985) sí indica una asociación significativa entre heterocigosis y variabilidad climática. Es bastante improbable que esta relación sea casual, pero posiblemente sea el resultado de la migración norte-sur de los fundadores amerindios.

La estructura de la población

Los elaborados modelos utilizados para la valoración de la estructura genética de las poblaciones amerindias revelan patrones ocultos. A pesar de los desastres sociales y genéticos relacionados con la conquista y la colonización, las migraciones prehistóricas son evidentes. Las afinidades poblacionales entre grupos contemporáneos sugiere el funcionamiento del modelo de Malecot de aislamiento por la distancia. Sin embargo, no se ha aclarado aún si esta relación entre genes y geografía se remonta a tiempos precolombinos o si es el resultado de un patrón migratorio posterior a las invasiones. A partir de estudios demográficos históricos efectuados en otros continentes, parece que las estructuras «nuevas» se forman con relativa rapidez. Así, algunos de los patrones observados pueden ser posteriores a la llegada de los europeos. Por otro lado, las afinidades genéticas de grupos como los esquimales inupik se deben a su expansión, hace unos 1.000 años. Las estrechas relaciones genéticas de los grupos amerindios del suroeste de los Estados Unidos con los que hablan la lengua nahua son el resultado, con toda probabilidad, de migraciones prehistóricas. Las evidencias que constatan estas migraciones se encuentran en las similitudes del lenguaje, del folklore y de las características genéticas.

Bibliografía citada

A.J. Ammerman y L.L. Cavalli-Sforza, «The Neolithic Transition and the Genetics of Population in Europe», Princeton University Press, Princeton, 1984.

G. Barbujani N.L. Oden y R.R. Sokal, «Detecting regions of abrupt change in maps of biological variables», *Syst. Zool.*, 38, 1989, pp. 376-389.

K.L. Beals y A.J. Kelso, «Genetic variation and cultural evolution», *American Anthropologist*, 77, 1975, pp. 566-579.

F. Bernstein, «Die geographische verteilung der blutgruppen und ihre antropologische bedeutung», *Comitato Italiano per Studio dei Problemi della Popolazione*, Roma, pp. 227-243.

R. Blanco y R. Chakraborty, «Genetic distance analysis of twenty-two South American Indian populations», *Human Heredity*, 25, 1975, pp. 177-193.

S.M. Burgess, «The St. Lawrence Islanders of Northwest Cape: Patterns of resource utilization», Alocución doctoral, Universidad de Míchigan, 1974.

P.J. Byard, 1981, *op. cit.*

P.J. Byard, M.S. Schanfield y M.H. Crawford, 1984, *op. cit.*

P.J. Byard y M.H. Crawford, 1991, *op. cit.*

L.L. Cavalli-Sforza, A. Piazza, P. Menozzi y J. Mountain, 1988, *op. cit.*

L.L. Cavalli-Sforza y W.F. Bodmer, 1971, *op. cit.*

L.L. Cavalli-Sforza y A.W.F. Edwards, «Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures», *American Journal of Human Genetics*, 23, 1967, pp. 235-252.

R. Chakraborty, «Estimation of race admixture - a new method», *American Journal of Physical Antropology*, 42, 1975, pp. 507-512.

R. Chakraborty, R. Blanco., F. Rothhammer y E. Llop, «Genetic variability in Chilean Indian populations and its association with geography, language, and culture», *Social Biology*, 23, 1976, pp. 73-81.

M.H. Crawford, 1983, *op. cit.*

M.H. Crawford y V. Bach Enciso, 1982, *op. cit.*

M.H. Crawford y A.G. Comuzzie, «Genetic and morphological variation in the Black Carib populations of St. Vicent and Livingston, Guatemala», *Collegium Antropologicum*, 13, 1989, pp. 51-61.

M.H. Crawford y E.J. Devor, «Population structure and admixture in transplanted Tlaxcaltecan populations», *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 1980, pp. 485-490.

M.H. Crawford, D.D. Dykes, K. Skradsky y H.F. Polesky, «Blood group, serum protein, and red cell enzyme polymorphism, and admixture among the Black Caribs and Creoles of Central America and the Caribbean», *Current Developments in Anthropological Genetics,* vol 3. *Black Caribs. A Case Study in Biocultural Adaptation* (ed M.H. Crawford), Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 303-333.

M.H. Crawford, N.L. González, M.S. Schanfield, D.D. Dykes, K. Skradsky y H.F. Polesky, «The Black Caribs (Garifuna) of Livingston, Guatemala: Genetic markers and admixture estimates», *Human Biology,* 53, 1981, pp. 87-104.

M.H. Crawford, J. Mielke, E. Devor, D. Dykes y H. Polesky, 1981, *op. cit.*

M.H. Crawford, P.L. Workman, C. Mclean y F.C. Lees, «Admixture estimates and selection in Tlaxcala», *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology and Genetics* (ed. M.H. Crawford), *University of Kansas Publications in Anthropology*, 7, pp. 161-168.

E.J. Devor, M.H. Crawford y V. Bach Enciso, «Genetic population structure of the Black Caribs and Creoles», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol 3. *Black Caribs* (ed M.H. Crawford), Plenum Press, Nueva York, pp. 365-380.

R. Elston, «The estimation of admixture in racial hybrids», *Annals of Human Genetics*, 35, 1971, pp. 9-17.

J. Felstenstein, «A pain in the torus: Some difficulties with models of isolation by distance», *American Naturalist*, 109, 1975, pp. 359-368.

R. Ferrell, R. Chakraborty, H. Gershowitz, W. Laughlin y W. Schull, 1981, *op. cit.*

I.L. Firschein, 1984, *op. cit.*

D.C. Foote, «Exploration and Resource Utilization in Northwestern Arctic Alaska Before 1855», Alocución doctoral, MgGill University, Montreal, 1965.

H. Gershowitz y J.V. Neel, 1978, *op. cit.*

R.M. Harding, R.I. Sukernik y M.H. Crawford, «Geographic patterns in blood polymorphisms accross Siberia and coastal Alaska», *American Journal of Physical Anthropology*, resumen, 81, 1990, p. 235.

H. Harpending y T. Jenkins, «Genetic distance among southern African populations», *Methods and Theories of Anthropological Genetics* (eds. M.H. Crawford y P.L. Workman), University of New Mexico Press, Albuquerque, pp. 177-190.

P. Hedrick, «A new approach to measuring genetic similarity», *Evolution*, 25, 1971, pp. 276-280.

F.S. Hulse, «Linguistic barriers to gene flow», *American Journal of Physical Anthropology*, 15, 1957, pp. 235-246.

L.B. Jorde, «The genetic structure of subdivided human populations», *Current Developments in Anthropological Genetics,* vol. 1. *Theory and Methods* (ed. J.H. Mielke y M.H. Crawford), Plenum Press, Nueva York, 1980, pp. 135-208.

L.B. Jorde, «Human genetic distance studies: Present status and future prospects», *Annual Review of Anthropology,* 14, 1985, pp. 343-373.

T.M. Karaphet, R.I. Sukernik, L.P. Osipova y Y.B. Simchenko, 1981, *op. cit.*

K.A. Korey, «A critical appraisal of methods for measuring admixture», *Human Biology*, 50, 1978, pp. 343-360.

H. Krieger, N.E. Morton, E. Mi, E. Azevedo, A. Freire-Maia y N. Yasuda, «Racial admixture in northeastern Brazil», *Annals of Human Genetics*, 29, 1965, pp. 113-125.

J.M. Lalouel, «The conceptual framework of Malecot's model of isolation by distance«, *Annals of Human Genetics*, 40, 1977, pp. 355-360.

J.M. Lalouel y N.E. Morton, «Bioassay of kinship in a South American Indian population», *American Journal of Human Genetics,* 25, 1973, pp. 62-73.

N.P. Lamb, 1975, *op. cit.*

R. Lisker y V. Babinsky, «Admixture estimates in nine Mexican Indian groups and five east coast localities», *La Rev. Invest. Clin.*, México, 38, 1986, pp. 145-149.

R. Lisker, R. Pérez-Briceno, J. Granados y V. Babinsky, «Gene frequencies and admixture estimates in the State of Puebla, Mexico», *American Journal of Physical Anthropology*, 76, 1988, pp. 331-335.

R. Lisker, E. Ramírez, R.P. Briceno, J. Granados y V. Babinsky, «Gene frequencies and admixture estimates in four Mexican urban centers», *Human Biology*, 62, 1990, pp. 791-802.

J.C. Long, «The genetic structure of admixed populations», *Genetics*, 127, 1991, pp. 417-428.

J.C. Long y P.E. Smouse, «Intertribal gene flow between the Ye'cuana and Yanomama: Genetic analysis of an admixed village», *American Journal of Physical Anthropology*, 61, 1983, pp. 411-422.

G. Malecot, *Les Mathematiques de l'Heredite*, Masson, París, 1948.

G. Malecot, «Quelques schemas probabilistes sur la variabilite des populations naturelles», *Ann. Univ. Lyon Sci. Sect*, 13, 1950, pp. 37-60.

G. Malecot, «Les modeles stochastique en genetique de population», *Publ. Inst. Statist. Univ.*, París, 8, 1959, pp. 173-210.

G.A. Matson, «Distribution of blood groups», *Handbook of Middle American Indians* (ed. T.D. Stewart), University of Texas Press, Austin, 1971, pp. 105-147.

P. Menozzi, A. Piazza y L.L. Cavalli-Sforza, «Synthetic maps of human gene frequencies in Europeans», *Science*, 201, 1978, pp. 786-792.

K. Morgan, «The genetic demography of a small Navajo community», *PhD dissertation*, Universidad de Míchigan, Ann Arbor, 1968.

K. Morgan, 1973, *op. cit.*

F. Murillo, F. Rothhammer y E. Llop, «The Chipaya of Bolivia: Dermatoglyphics and ethnic relationships», *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 1977, pp. 45-50.

J.V. Neel y R.H. Ward, «Genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. VI. Analysis by F-statistics, including a comparison with the Makiritare and Xavante», *Genetics*, 72, 1972, pp. 639-666.

J.V. Neel, F. Rothhammer y J. Lingoes, «The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. X. Agreement between representations of village distances based on a different set of characteristics», *American Journal of Human Genetics*, 26, 1974, pp. 281-303.

M. Nei, «Analysis of gene diversity in subdivided populations», *Proceedings of the National Acadamy of Science USA*, 70, 1973, pp. 3321-3323.

M. Nei, «F-statistics and analyses of genetic diversity in subdivided populations», *Annals of Human Genetics*, 41, 1977, pp. 225-233.

D.H. O'Rourke y B.K. Suárez, «Patterns and correlates of genetic variation in South Ameridians», *Annals of Human Biology*, 13, 1986, pp. 13-32.

D.H. O'Rourke, B.K. Suárez y J.D. Crouse, «Genetic variation in North Amerindian populations: Covariance with climate», *American Journal of Physical Anthropology*, 67, 1985, pp. 241-250.

F. Ottensooser, «Calculo do gran de mistura racial atranes dos grupos sanguineous», *Rev. Bras. Biol.*, 4, 1944, pp. 531-537.

W.S. Pollitzer, D.S. Phelps, R.E. Waggoner y W.C. Leyshon, «Catawba Indians: Morphology, genetics and history», *American Journal of Physical Anthropology*, 26, 1967, pp. 5-14.

R. Post, J.V. Neel y W.J. Schull, «Tabulations of phenotype and gene frequencies for 11 different genetic systems studied in the American Indian», *Biomedical Challenges Presented by the American Indian*, 1968, PAHO, Washington D.C., pp. 141-177.

D.F. Roberts y R.W. Hiorns, «The dynamics of racial intermixture», *American Journal of Human Genetics*, 14, 1962, pp. 261-277.

D.F. Roberts y R.W. Hiorns, «Methods of analysis of the genetic composition of a hybrid population», *Human Biology*, 37, 1965, pp. 38-43.

I. Roisenberg y N.E. Morton, «Population structure of blood groups in Central and South American Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 32, 1970, pp. 373-376.

F. Rothhammer, «Ethnogenesis and affinities to other South American aboriginal populations», *The Aymara. Strategies in Human Adaptation to a Rigorous Environment* (eds. W.J. Schull, F. Rothhammer y S.A. Barton), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1990, pp. 203-210.

F. Rothhammer, R. Chakraborty y R.E. Ferrell, «Intratribal genetic differentiation as assessed through electrophoresis», *The Aymara. Strategies in Human Adaptation to a Rigorous Environment* (eds. W.J. Schull, F. Rothhammer y S.A. Barton), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1990, pp. 203-210.

A.K. Roychoudhury, «Gene differentiation in three tribes of American Indians», *Human Heredity*, 27, 1977, pp. 389-392.

Y.G. Rychkov y V.A. Sheremet'eva, «The genetics of circumpolar populations of Eurasia related to the problem of human adaptation», *The Human Biology of Circumpolar Populations* (ed. F.A. Milan), IBP 21, Cambridge University Press, Cambridge, 1977, pp. 37-80.

F.M. Salzano, «Interpopulation variability in polymorphic systems», *The Role of Natural Selection in Human Evolution* (ed. F.M. Salzano), Amer. Elsevier, Nueva York, 1975, pp. 217-229.

L.D. Sanghvi, «Comparison of genetical and morphological methods for the study of biological differences», *Amer. J. Phys. Anthrop.* 11, 1953, pp. 385-404.

S.E.B. Santos, F.M. Salzano y M.H.L.P. Franco, «Mobility, genetic markers, susceptibility to malaria and race mixture in Manaus, Brazil», *Journal of Human Evolution*, 12, 1983, pp. 373-381.

M.S. Schanfield, R. Brown y M.H. Crawford, 1984, *op. cit.*.

W.J. Schull y J.W. MacCluer, «Human genetics: Structure of population», *Annual Review of Genetics*, 2, 1968, pp. 279-304.

E.M. da Silva, «Blood groups of Indians, Whites and White-Indian mixtures in southern Mato Grosso, Brazil», *American Journal of Physical Anthropology*, 7, 1949, pp. 575-586.

P.E. Smouse, «Genetic architecture of swidden agricultural tribes from the lowland rain forests of South America», *Current Developments in Anthropological Genetics,* vol 2. *Ecology and Population Structure* (eds. M.H. Crawford y J.H. Mielke), Plenum Press, Nueva York, 1982, pp. 139-204.

R.R. Sokal, «Genetic, geographic and linguistic distances in Europe», *Proceedings of the National Academy of Science USA,* 85, 1988, pp. 1722-1726.

R.R. Sokal y J. Friedlaender, «Spatial autocorrelation analysis of biological variation on Bougainville Island», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 2. *Ecology and Population Structure* (eds. M.H. Crawford y J.H. Mielke), Plenum Press, Nueva York, 1982, pp. 205-227.

R.R. Sokal y N.L. Oden, «Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology», *Biology Journal of the Linnaeus Society*, 10, 1978, pp. 199-228.

R.R. Sokal, P.E. Smouse y J.V. Neel, «The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XV. Patterns inferred by autocorrelation analysis», *Genetics,* 114, 1986, pp. 259-287.

R.S. Spielman, E.C. Migliazza y J.V. Neel, «Regional linguistic and genetic differences among Yanomama Indians», *Science*, 184, 1974, pp. 637-644.

J.N. Spuhler, «Update to Spuhler and Kluckhohn's 'Inbreeding coefficients of the Ramah Navajo population», *Human Biology*, 61, 1989, pp. 726-730.

J.N. Spuhler, «Genetic, linguistic and geographical distances in Native North America», *The Assessment of Population Affinities in Man* (eds. J.S. Weimer y J. Huizinga), Clarendon Press, Oxford, 1972, pp. 72-95.

J.N. Spuhler, «Genetic distance, trees, and maps of North American Indians», *The First Americans: Origins, Affinities, and Adaptations* (eds. W.S. Laughlin y A.B. Harper), Gustav Fischer, Nueva York, 1979, pp. 135-183.

J.N. Spuhler y C. Kluckhohn, «The inbreeding coefficients of the Ramah Navajo population», *Human Biology,* 25, 1953, pp. 295-317.

A.G. Steinberg, R. Stauffer, B.S. Blumberg y H. Fudenberg, «GM phenotypes and genotypes in U.S. whites and Negroes; in American Indians and Eskimos; in Africans; and in Micronesians», *American Journal of Human Genetics,* 13, 1961, pp. 205-213.

B.K. Suárez, J.D. Crouse y D.H. O'Rourke, «Genetic variation in North Ameridian populations: The geography of gene frequencies», *American Journal Physical Anthropology,* 67, 1985, pp. 217-232.

E.J.E. Szathmary y F. Auger, «Biological distances and genetic relationships within Algonkians», *Boreal Forest Adaptations* (ed. A.T. Steegman), Plenum Press, Nueva York, 1983, pp. 289-315.

E.J.E. Szathmary y T.E. Reed, «Caucasian admixture in two Ojibwa Indian communities in Ontario», *Human Biology,* 44, 1972, pp. 655-671.

E.J.E. Szathmary y T.E. Reed, «Calculation of the maximum amount of genetic admixture in a hybrid population», *American Journal of Physical Anthropology,* 48, 1978, pp. 29-34.

W.R. Tobler, «A computer movie simulating urban growth in the Detroit region», *Economic Geography,* 46, 1970, p. 234.

R.H. Ward, «Some aspects of genetic structure in the Yanomama and Wakiritare: Two tribes of Southern Venezuela», *Methods and Theories of Anthropological Genetics* (eds. M.H. Crawford y P.L. Workman), University of New Mexico Press, Albuquerque, 1973, pp. 367-388.

W.H. Womble, «Differential systematics», *Science,* 114, 1951, pp. 315-322.

P.L. Workman, H.C. Harpending, J.M. Lalouel, C. Lynch, J.D. Niswander y R. Singleton, «Population studies on Southwestern Indian tribes. VI. Papago population structure: A comparison of genetic and migration analyses», *Genetic Structure of Populations* (ed. N.E. Morton), University of Hawaii Press, Honolulu, 1973, pp. 166-194.

P.L. Workman y L.B. Jorde, «The genetic structure of the Aland Islands», *Population Structure and Genetic Disease* (eds. A.W. Eriksson, H. Forsius, H.R. Nevanlinna y P.L. Workman), Academic Press, Nueva York, 1980.

P.L. Workman y J.D. Niswander, «Population studies on Southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago», *American Journal of Human Genetics*, 22, 1970, pp. 24-49.

P.L. Workman, J.D. Niswander, K.S. Brown y W.C. Leyshon, 1974, *op. cit.*

S. Wright, «Systems of mating», *Genetics*, 6, 1921, pp. 111-178.

S. Wright, «Isolation by distance», *Genetics*, 28, 1943, pp. 114-138.

S. Wright, «The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating», *Evolution*, 19, 1965, pp. 395-420.

T. Young, *Narrative of a Resident on the Mosquito Shore*, Smith, Elder y Co., Londres, 1847, p. 123.

Capítulo VI

VARIABILIDAD MORFOLÓGICA

Introducción

La historia de la antropología física (denominada también biológica) se halla íntimamente ligada al estudio de las características morfológicas y a su utilización para clasificar a las razas humanas. Antiguos antropólogos biológicos como Boas y Hooton, dedicaron sus esfuerzos a recoger rasgos antropométricos (medidas del cuerpo) y antroposcópicos (características morfológicas que no pueden ser medidas pero que pueden graduarse de modo subjetivo) para caracterizar a la especie humana desde un punto de vista biológico. Estos rasgos poseen dos desventajas a la hora de efectuar la caracterización de las poblaciones humanas: 1) errores técnicos (subjetividad del observador); 2) cambio de los rasgos a lo largo de la vida del individuo. Estos problemas técnicos relacionados con las características morfológicas constituyen las principales razones que han producido la «estampida» de científicos hacia el uso de los polimorfismos de los grupos sanguíneos para llevar a cabo estudios evolutivos, en el preciso momento en que se hallaron disponibles. Así, mientras pueden existir errores de laboratorio asociados a la tipificación de un grupo sanguíneo, estos problemas pueden solucionarse si se efectúan determinaciones independientes por parte de dos laboratorios (Osborne, 1958). Además, los fenotipos sanguíneos permanecen sin modificaciones a lo largo de la vida de un individuo. De este modo, hacia la década de los 50 y los 60, la mayor parte de los antropólogos biológicos americanos dejaron de utilizar las medidas antropométricas para el estudio de la biología de las poblaciones humanas.

El reconocimiento de la ecosensibilidad (influencia del ambiente sobre los fenotipos) de las características morfológicas modificó realmente el empleo de estas medidas, pasando del estudio de las razas a la comprensión de los procesos causados por la interacción del ambiente y el patrimonio genético. Este cambio puede seguirse en las investigaciones llevadas a cabo por Paul Baker y sus estudiantes sobre la adaptación a las alturas elevadas, y en la proliferación de otra serie de estudios efectuados por investigadores como Stanley Garn, W. Greulich y W.M. Krogman. Hacia el comienzo del siglo xx, investigadores visionarios como Franz Boas percibían la ecosensiblidad de las características métricas y las emplearon de manera eficaz para desarrollar el «modelo de migración» para comprender la naturaleza de la interacción entre el ambiente y los genes. Así, se utilizaban ampliamente los estudios comparativos de poblaciones sedentarias y migradoras, en busca de posibles factores selectivos que afectasen al fenotipo humano. El modelo de migración ha sido utilizado desde los años 20 hasta la década de los ochenta en investigaciones de antropología biológica por Harry Shapiro, Paul Baker, Fredick Hulse, Gabriel Lasker y Bertram S. Kraus. Marshall Newman (en comunicación personal) caracterizaba el sentido de los modelos de migración como sigue: la misma gente en ambiente diferente o, gente diferente en el mismo ambiente.

Los antropólogos biológicos han utilizado las características morfológicas de los individuos vivos o de sus cráneos para clasificar a las razas humanas. Esta clasificación racial se basaba en principios tipológicos, esto es, que los individuos de una misma raza podían ser caracterizados por características morfológicas que permanecen inalterables a lo largo de sus vidas. Un ejemplo de la persistencia de este pensamiento estereotipado es la moneda denominada «Búffalo Nickel» en la que poblaciones indígenas de Estados Unidos se encuentran caracterizadas por un indio de las praderas como Toro Sentado, con características faciales groseras. Sin embargo, la mayor parte de los amerindios no entran dentro de este estereotipo, y esta falta de ajuste se explica ampliamente por la mezcla de sus antepasados.

¿Cuáles son las características morfológicas compartidas realmente por los indios americanos? ¿Cómo podría caracterizarse toda una serie de poblaciones a lo largo de dos continentes, cada una con una variabilidad considerable y expuestas a diferentes ambientes? T. Dale Ste-

wart (1973) ha descrito a los amerindios como poseedores de los siguientes rasgos:

1. Cabellos largos y lacios.
2. Piel marrón oscura (morenos, de acuerdo con Stewart).
3. Tendencia a presentar el pliegue ocular mongólico.
4. Huesos de la mejilla prominentes.

Otros antropólogos biológicos han incluido características tales como ojos oscuros, relativamente lampiños (barba y pelo corporal escaso), troncos relativamente largos y piernas cortas y una característica dental especial consistente en los incisivos en forma de pala. Obviamente, no todos los nativos americanos comparten todas estas características, al tiempo que existe una variación considerable tanto dentro de una misma población como entre poblaciones diferentes.

Clasificación racial

La clasificación racial de los nativos americanos se ha emplazado en dos campos diferentes (Stewart y Newman, 1951). Algunos investigadores han contemplado a los nativos americanos como una entidad singular, perteneciente a la raza mongoloide (Hrdlička, 1912; Birdsell, 1951). Estos autores consideran a los amerindios como «mongoloides indiferenciados» o intermedios entre europeos y mongoloides. Desde 1839, d'Orbigny notó la heterogeneidad morfológica de los amerindios y antropólogos como von Eickstedt (1934) e Imbelloni (1958) clasificaban, asimismo, a los sudamericanos en diferentes razas. Por ejemplo, el mapa racial de América del Sur trazado por Imbelloni subdividía a los amerindios en cinco razas: fuéguidos, lágidos, pámpidos amazónidos y ándidos. Estas clasificaciones se basaban en un razonamiento tipológico, en donde los llamados grupos raciales eran caracterizados por razón de la estatura, del índice cefálico, de la forma facial, de la forma de la nariz, de la forma del ojo y de la distribución geográfica.

En América del Norte, George Neumann, de la Universidad de Indiana, fue uno de los últimos clasificadores prominentes. Dedicó su carrera a la diferenciación de las variedades de cráneos o de razas de los indios de América del Norte. A pesar de que su sistema era tipológico, su valoración personal de los cráneos indios era más un arte que una ciencia. En primer lugar esbozó un esquema de diez varieda-

des de razas locales de amerindios. Acto seguido, Neumann (1952) modificó su esquema ajustándolo a dos supuestas migraciones a través del estrecho de Bering. Estos migradores fueron caracterizados como paleoamerindios, representantes de los cazadores de caza mayor con un fenotipo corto, de constitución ligera con cabezas alargadas y características faciales delicadas. Los segundos migradores serían los cenoamerindios, últimos indios en atravesar el estrecho y poseedores de las lenguas athapaskos (en aquel tiempo relacionada con el chino-tibetano). Estas gentes eran de mediana estatura y constitución, con cabezas redondeadas y grandes rostros con rasgos severos. A juzgar, pues, por los criterios empleados para clasificar estas razas, Neumann estaba siguiendo aún un razonamiento tipológico.

Joseh K. Long (1966) volvió a examinar las series craneales amerindias de Neumann por medio de una función discriminante de múltiples factores. Utilizando medidas de los cráneos y determinando estadísticamente el ajuste de cráneos específicos en grupos definidos en términos culturales o arqueológicos, analizó las hipótesis que postulaban la existencia de varios grupos raciales. Este método multivariante echó por tierra la mayoría de las variedades craneales o razas de Neuman, y abrió un debate acerca del hipotético origen de estos subgrupos a través de una migración a gran escala.

En el año 1953, Marshall T. Newman publicó un artículo que ligaba la variabilidad somática observada en los amerindios con principios ecológicos. Para ello presentó un promedio de las medidas antropométricas sobre un mapa de dos continentes, demostrando que la mayoría de estas características se distribuyen en clinas. Estos gradiantes morfológicos corresponderían, según su interpretación, a ejemplos de la acción de los principios sobre el tamaño del cuerpo, de Bergman, y de la proporción, de Allen. El principio de Bergman establece que, en cuerpos similares, el mayor posee una menor superficie de piel en relación a su masa corporal, ya que su volumen y masa se incrementa con el cubo de las dimensiones lineales, mientras que la superficie aumenta con el cuadrado. En otras palabras, los cuerpos más grandes y macizos parecen ofrecer ventajas respecto a la retención del calor corporal, mientras que los cuerpos más pequeños son más propensos a la disipación del calor. Estos principios, sin embargo, parecen cumplirse en el Nuevo Mundo, pero no en el África subsahariana. El estudio de Newman sugería la existencia de un componente ambiental,

no genético, para explicar las clinas morfológicas del cuerpo humano, parecidas a las observadas en otras especies de mamíferos ampliamente distribuidas en el Nuevo Mundo, como el puma. Esta investigación contribuyó en gran medida al abandono del empleo de características morfológicas para efectuar clasificaciones raciales sobre bases tipológicas. La cuestión importante no es por qué existen tantas razas en la región, sino cuáles son los procesos que provocaron este tipo corriente de variación humana.

Antropometría

Las características antropométricas se encuentran bajo control poligénico, y los fenotipos son el resultado de la interacción de los genes y el ambiente. Algunas de estas características, como aquellas predominantemente lineales, poseen un componente genético más alto (esto es, una mayor proporción de la varianza genética total) en la mayoría de las poblaciones humanas (Devor *et al.*, 1986). Las medidas acerca de los pliegues de la piel y el perímetro corporal tienden a presentar una heredabilidad o transmisibilidad menor, y se ven afectadas en mayor medida por los factores nutricionales y aquellos relacionados con las enfermedades.

Variabilidad geográfica

Poblaciones indias de América del Norte

Los antropólogos biológicos de finales del siglo pasado y principios del presente, reunieron grandes coleccciones de datos sobre las diferentes tribus de América del Norte. Franz Boas encabezaba la colección de medidas antropométricas con unos 15.000 indios, siguiendo un protocolo estándar (Jantz *et al.*, 1992). Sin embargo, hasta hoy, la mayoría de estos datos no han sido analizados de modo sistemático.

Un artículo reciente de Jantz *et al.* (1992) describe el análisis de datos antropométricos reunidos por Boas y sus colaboradores hacia 1900. Se midieron 12 características antropométricas en individuos de ambos sexos de las mayores áreas culturales de América del Norte (se

estudiaron 6.458 individuos —presumiblemente de pureza sanguínea— procedentes de 64 tribus distintas). A pesar de que los resultados puedan verse afectados por errores entre los observadores, ya que había 50 observadores diferentes, Boas intentó minimizar este efecto creando un protocolo estándar y entrenando o supervisando él mismo el entrenamiento de los observadores. Jantz y sus colegas emplearon un método de coordenadas principales para reducir toda esta información a un gráfico bidimensional. Estos gráficos indican que las características geográficas juegan un importante papel en el modelado del patrón de la variabilidad antropométrica. Esto apoya una anterior hipótesis efectuada por Newman (1953) sobre la relación entre el clima y la morfología corporal en los indios americanos. Sin embargo, en el estudio de Jantz y sus colegas, las dimensiones de la cabeza y del rostro presentan una variabilidad intertribal considerablemente más grande que las medidas corporales. Estos autores mantienen que la altura del rostro responde a las influencias del clima, y que ésta es la explicación primaria para la variabilidad intertribal, en lugar de un error como consecuencia del gran número de observadores. Estos resultados apoyan también las anteriores conclusiones de O'Rourke *et al.* (1985) sobre la existencia de una fuerte correlación entre la variabilidad genética (medida por las frecuencias de los marcadores genéticos) y el clima. Además, Jantz y sus colegas hallaron que la morfología corporal predice en mejor medida el área cultural que el lenguaje, hallazgo que contrasta con las conclusiones del Spuhler (1979) de que los marcadores sanguíneos precisan mejor el lenguaje que el área cultural. Esta diferencia puede deberse a una mayor ecosensibilidad de la morfología corporal y un mejor reflejo de la distribución geográfica de las poblaciones.

Pueden encontrarse tablas con los valores medios para varios grupos tribales de América del Norte en Ubelaker y Jantz (1985), y Johnston y Schell (1979). Ubelaker y Jantz incluyen las medias para 12 características antropométricas así como una serie de índices procedentes de 28 poblaciones nativas americanas, antes subdivididas por áreas culturales y phylum de lenguaje. Todas estas medidas heterogéneas no logran proporcionar un gradiente norte-sur estatural bien definido, si bien confirma las primeras observaciones de Boas de que los indios de las praderas y del Mississippi eran los más grandes, mientras que los del sureste y del oeste, los más pequeños. Estas comparaciones de medidas abarcan diferentes períodos de tiempo, y los efectos de una tendencia

generalizada, así como los cambios culturales debido al contacto con los europeos tienden a confundir los patrones observados. No obstante, Johnston y Schell se ocupan de muestras más grandes, representativas de todo el continente americano, encontrando que los indios de norteamérica son los más grandes, seguidos por los esquimales, sudamericanos y, por último, mesoamericanos. Sus análisis ponen de manifiesto que el peso corporal era la variable más sensible a la distribución geográfica.

La mayor parte de las poblaciones indígenas de Siberia han sido estudiadas antropométricamente (Alexseev, 1979). Las colecciones de datos se remontan a Yarho (1947), con sus investigaciones acerca de los altai, y a Debets (1947; 1951), quien midió a las poblaciones de Kamchatka y Chokotka. Así mismo, Levin (1958) ha estudiado una serie de poblaciones de Siberia central y oriental. Alexseev (1979) resumió tanto datos de tipo antropométrico como antroposcópicos de todas las poblaciones siberianas, siendo interesante la aparente estatura inferior de los siberianos respecto a los grupos amerindios del norte, de acuerdo con los datos publicados. Teniendo en cuenta la riqueza de los datos antropométricos siberianos, es una lástima que Alexseev no efectuara una análisis con técnicas multivariantes, continuando con el empleo de métodos tipológicos para agrupar razas locales (Alexseev, 1979).

Poblaciones de los indios de Latinoamérica

La estatura media de las poblaciones indias de América Central muestra una considerable variabilidad (Falhabuer, 1970). Esta investigadora ha efectuado un sumario muy extenso de los valores antropométricos medios para las poblaciones de México, encontrando una estatura que varía desde los 151,1 centímetros en los mayas (muestras de al menos 50 individuos) hasta 169,6 centímetros para los yaquí del norte. Los varones papagos y pimas son más altos que cualquier otra población indica mexicana, con estaturas medias de 170,9 y 171,8 centímetros respectivamente. Las hembras mayas son, por su parte, las más bajas de entre todas las poblaciones indias mexicanas, presentando una media de 141,5 centímetros mientras que las hembras más altas proceden del norte de México, con medias de 155 centímetros. Es interesan-

te notar que la estatura media registrada por Starr (1902) para los varones indios tlaxcaltecas es casi idéntica a los valores registrados por mi propio equipo de investigación, más de 65 años después (Lees y Crawford, 1976). Así, en el pueblo de San Pablo del Monte existía, según nuestras medidas, una media de 160,2 centímetros para los varones y de 147,7 centímetros para las hembras, en comparación con las medias observadas por Starr (1902), que eran de 160,3 y 148,8 centímetros para varones y hembras, respectivamente. A pesar de la tendencia generalizada a lo largo del tiempo, observada en la mayor parte del mundo, los indios tlaxcaltecas no han aumentado aparentemente en estatura en los últimos 65 años. Eveleh y Tanner (1990) han llegado a la conclusión de la inexistencia de una tendencia generalizada en las poblaciones amerindias, ya que las condiciones ambientales no han mejorado. En contraste, las poblaciones mestizas son considerablemente más altas que las muestras procedentes de los poblados indios. Por ejemplo, los habitantes de la ciudad de Tlaxcala poseen una estatura media de 163,4 centímetros. Esta diferencia en estatura se debe casi con seguridad a una combinación de factores, incluyendo el mestizaje con los españoles —más altos—, unas mayores rentas y una mejor nutrición. La variabilidad mayor para la estatura de los varones se observa en Saltillo (un centro urbano al norte de México, con una muestra heterógenea que incluye tanto a habitantes acaudalados como a familias pobres que viven en chabolas). En cuanto a las hembras, existían una menor variabilidad en Saltillo que en la ciudad de Tlaxcala, que poseía las varianzas más altas (Lees y Crawford, 1976). Es muy probable que la elevada variabilidad observada en Tlaxcala sea debido a un tamaño de la muestra relativamente pequeño.

Las poblaciones tlaxcaltecas ofrecían la oportunidad de medir el cambio evolutivo, genético y morfológico, a lo largo del tiempo. Estas poblaciones habían sido trasladadas del valle de Tlaxcala al valle de México (Cuanalán) y al norte de México (Saltillo). Gracias a los registros históricos y demográficos, pudimos subdividir estos enclaves por estatus migrador/residente y factores socioculturales (como habitar en una chabola frente a vivir en la misma ciudad). La primera investigación se diseñó para efectuar una comparación de los emplazamientos tlaxcaltecas que vivían bajo condiciones ambientales diferentes y en diferentes intervalos de tiempo (Crawford, 1976). Este diseño se consideraba práctico debido a que proporcionaba información sobre el ais-

lamiento reproductivo de los tlaxcaltecas respecto a los asentamientos circundantes, un aislamiento que se debía en parte al odio profesado a los llamados traidores tlaxcaltecas, quienes de acuerdo con los otros grupos étnicos mexicanos, vendieron México a los españoles. No obstante, existen límites temporales para la animosidad, por lo que, durante las dos últimas generaciones, las barreras reproductivas se han roto. Así, el flujo genético durante las dos últimas generaciones ha complicado nuestro diseño experimental inicial.

El cálculo de las distancias genéticas y de las variedades canónicas para todas las características antropométricas y poblacionales proporciona una idea de la estructura genética de los tlaxcaltecas (Lees y Crawford, 1976). Sin tener en cuenta el sexo, las subdivisiones de Cuanalán mostraban las distancias genéticas más bajas (D^2 de Mahalanobis), y las correlaciones más altas. Estas subdivisiones de Cuanalán constituían un mestizaje con emigrantes de la comunidad. En términos morfológicos, las poblaciones de varones que presentaban diferencias más acusadas eran la de Saltillo y San Pablo del Monte. Sin embargo, en las muestras de hembras, San Pablo difería casi en la misma proporción de los inmigrantes de Cuanalán y de los habitantes de Saltillo. Esta gran diferencia morfológica entre Saltillo y Cuanalán no resultaba sorprendente si se consideraba la constitución genética de Saltillo. En efecto, este gran centro industrial ha crecido a expensas de la inmigración procedente de las áreas circundantes del norte de México, con un gran flujo genético chichimec y trirracial. La muestra que recogimos en Saltillo estaba constituida por un barrio considerado de origen tlaxcalteca y de un poblado de chabolas. Desgraciadamente, los tamaños de las muestras para los datos antropométricos eran insuficientes para permitir una subdivisión por barrios.

Se ha efectuado una comparación antropométrica entre los caribes negros de la isla de San Vicente y de Livingston, en Guatemala, para valorar la divergencia entre estas poblaciones después de 180 años de separación (Lin, 1984). Tanto los varones como las hembras de Livingston eran más altos que los de la isla de San Vicente, con una talla media de 170,3 centímetros para los varones y de 155,6 centímetros para las hembras de Livingston, frente a 168,6 y 157,1 centímetros en los caribes negros de San Vicente. En comparación con la estatura de los amerindios de América Central, la población de Livingston ha alcanzado la altura máxima para los varones, mientras que la población

de la isla de San Vicente parece presentar una estatura media estándar. El perímetro abdominal medio de las hembras de Livingston era significativamente más largo que el de los varones, así mismo, los varones de Livingston eran más delgados que los de San Vicente. Análisis factoriales han subrayado que las variables antropométricas se hallaban correlacionadas en mayor medida para las muestras de varones que para las de hembras. Al efectuar un análisis discriminante, las mejores variables discriminantes entre los cuatro grupos (varones y hembras tanto de Livingston como de San Vicente) eran longitud del muslo, longitud del brazo, altura troncoantérica y pliegues de la piel del tríceps. Estas variables reflejan un fenotipo de características más lineales, con brazos y piernas más largos en la población de Livingston respecto a la muestra de San Vicente. Estas diferencias señalan una mayor proporción de componentes africanos en Livingston que en la isla de San Vicente. Los genes sanguíneos (que indican que el 70 u 80 por ciento de los genes del acervo genético de la población de Livingston es africano, frente a un 50 por ciento en San Vicente) confirman esta explicación.

Varios investigadores han descrito la variabilidad de la morfología corporal en base a medidas antropométricas. Juan Comas (1971) ha compilado las medias, las desviaciones estándar y los coeficientes de variabilidad para una serie de medidas antropométricas de las tribus indias de América del Sur. Steggerda (1950) ha enumerado las medidas para 88 tribus, de las cuales sólo 15 poseían un tamaño de la muestra superior a los 50 individuos. En fechas más recientes, Salzano y Callegari-Jacques (188) en su bien elaborado volumen, resumieron la estatura media para 43 grupos indios de América del Sur y han discutido las diferencias interpoblacionales respecto a las características antropométricas.

Recientemente se ha examinado la pretendida relación entre la morfología corporal y los factores climáticos en los indios de América del Sur (Stinson, 1990). Así, esta investigadora observó la existencia de un gradiante estatural de norte a sur, al analizar cuatro medidas antropométricas (altura, peso, altura troncocefálica y la altura tronco-cefálica relativa) para 62 grupos sudamericanos. Los coeficientes de correlación calculados entre la altura y la precipitación media mostraba una relación negativa significativa. Sin embargo, no logró demostrar ningún tipo de relación entre la morfología del cuerpo y la temperatura. El análisis de la varianza no indicó ninguna diferencia significativa entre

la estatura media de los varones de los cinco grupos lingüísticos examinados.

Antropometría y estructura problacional

Considerando la naturaleza poligénica de las características antropométricas, así como su ecosensibilidad, ¿en qué medida pueden resultar precisas como medidas de las afinidades genéticas poblacionales o como medidas de la estructura poblacional? Las investigaciones efectuadas en los grupos tlaxcaltecas a finales de los 60 y principios de los 70 sugieren que las distancias basadas en características morfológicas eran similares a las que se medían mediante marcadores genéticos mendelianos. No obstante, las medidas de ajuste entre matrices no se hallaban disponibles en aquella época.

A partir de los últimos años de la década de los 70, John Relethford extendió el uso de la variabilidad antropométrica para el estudio de la estructura poblacional, empleando el informe irlandés de 1930 de Hooton, Dupertuis y Dawson. Relethford y sus colegas aplicaron a esta colección de datos una serie de modelos genéticos como el de aislamiento por la distancia (Relethford *et al.*, 1981) y el bioensayo de parentesco (Relethford, 1980). El uso de las características cuantitativas para el estudio de la estructura de las poblaciones humanas ha continuado, pudiéndose encontrar, en el número especial de la revista *Human Biology* titulado «Características cuantitativas y estructura poblacional» una monografía al respecto (febrero, 1990).

Varios estudios han explorado la relación entre la variabilidad morfológica y genética de las poblaciones amerindias. La mayoría de estas labores de investigación se limitan a los grupos indios de América del Sur. Rothhammer y Spielman (1972) han correlacionado las distancias antropométricas con las distancias genéticas en los grupos sanguíneos para seis poblaciones de indios aymara, de Chile, observando una correlación de 0,33. De igual modo, Spielman (1973) ha analizado las características genéticas y antropométricas de 19 poblados yanomamas, encontrando una correlación relativamente baja de 0,19. Neel *et al.* (1974) han demostrado la existencia de una correlación ligeramente superior (0,30) empleando el índice de orden de rango de Kendall entre matrices de distancias para características antropométricas y genéticas

de siete poblados yanomamas. A pesar de la existencia de similitudes entre las características morfológicas y genéticas, esta relación no es íntima. Con toda probabilidad, el hecho de que existan patrones nutricionales similares puede dar lugar a patrones antropométricos parecidos en poblaciones que pueden diferenciarse respecto a sus genes. Spielman (1973) ha observado la existencia de una relación estrecha respecto a las características antropométricas y geográficas de 19 poblados yanomamas (p = 0,80). Resulta interesante constatar la existencia de esta elevada correlación a pesar de las constantes divisiones en los poblados, así como los diversos movimientos hacia nuevos emplazamientos. Spielman y Smouse (1976) han utilizado un análisis de función discriminante para determinar el grado de bondad de las medidas antropométricas para situar estadísticamente a diversos individuos en los poblados. Sólo el 36 por ciento de los individuos fueron situados en sus pueblos de origen.

Las características antropométricas, a pesar de su ecosensibilidad, consituyeron herramientas útiles que pueden emplearse para explorar las interacciones entre la estructura genética y el ambiente de las poblaciones amerindias. Las clinas que pueden observarse dando un grandiante norte-sur parecen contener una «etiqueta de Fabricado en América». En otras palabras, esta variabilidad en cuanto al tamaño es posiblemente el resultado de la acción de factores ambientales (como la nutrición y la variación del clima) y de los patrones de migración y que probablemente afectaron a los migradores siberianos en su viaje hacia el Nuevo Mundo. Newman (1960) al no verse satisfecho por la explicación de las clinas del tamaño corporal en base a la temperatura climática, efectuó una correlación entre el promedio del peso corporal de varones adultos con la temperatura mínima media en 60 muestras procedentes del Nuevo Mundo, mostrando una línea de regresión abrupta, con desviaciones estándar elevadas. Este estudio sugiere que aquellos factores distintos a la temperatura afectaban a los pesos corporales en casi un 50 por ciento de la varianza local debida a otros factores. Este autor ha intentado dar una explicación para las clinas observadas en la estatura con argumentos nutricionales, principalmente, de la reducción en tamaño a partir de la introducción del cultivo del maíz y de una dependencia menor en proteínas animales. De este modo, estos gradiantes reflejarían la expansión de la agricultura del maíz en el Nuevo Mundo. Sin embargo, esta hipótesis

nutricional no puede explicar las clinas genéticas que se han observado.

Dermatoglifos

Introducción

Las crestas dermopapilares de los dedos, palmas y plantas han sido empleados para medir las afinidades y diferencias de las poblaciones humanas. Las características dermatoglíficas se transmiten poligénicamente, pero existe una interacción ambiental durante un breve período de la embriogénesis. Las crestas dermopapilares de las manos y pies se forman en las primeras 12-16 semanas del desarrollo. Después de la formación, el número y el patrón de las crestas permanecen sin cambios a lo largo de la vida del individuo (Cummins y Midlo, 1943).

A pesar del amplio uso de las características dérmicas para la caracterización de poblaciones, existen cierto número de problemas metodológicos asociados con su análisis genético. Los fenotipos utilizados comúnmente fueron definidos de manera arbitraria (Crawford, 1977). El número de crestas por dedo depende totalmente de la presencia o ausencia del trirradio ya que, por definición, los dedos que poseen arcos, no tiene trirradio, y se los registra como carantes de crestas incluso cuando las crestas pueden observarse. Por tanto, la definición tradicional para el número de crestas da lugar a una pérdida de información dérmica, provocando una desviación de la distribución de las crestas. Este último problema afecta al uso de la estadística multivariante que asume una distribución de tipo normal. La mayoría de los investigadores que han utilizado la estadística multivariante lamentan el problema pero, sin embargo, ignoran el supuesto afirmando que las técnicas multivariantes son lo suficientemente firmes como para pasar por alto tales desviaciones de la distribución normal (Frielaender, 1975). Existen varias soluciones a este problema. Una de ellas es normalización de los restos de la distribución, sin embargo, persiste la pérdida de información. Yo he recomendado la redefinición del concepto de número de crestas, ignorando la presencia de tres radios y evaluando el rasgo en base a todas las crestas intersectadas por un línea perpendicular, trazada desde la cresta hasta la uña del dedo (Crawford, 1977). El problema

con un cambio metodológico tan drástico consiste en que muchos datos sobre el número de crestas descritos en la bibliografía quedarían obsoletos y deberían ser vueltos a analizar con propósitos comparativos. Una solución es emplear las frecuencias de los patrones digitales en lugar de contar las crestas para el estudio de la estructura de las poblaciones humanas (Lin *et al.*, 1983; Bach Enciso, 1983). Así, Bach Enciso ha demostrado empíricamente que las matrices de distancias basadas en las frecuencias de patrones digitales proporcionan una correlacción más alta con los datos genéticos para las poblaciones tlaxcaltecas que la proporcionada por el número de crestas.

Variabilidad intrapoblacional

Los análisis multivariantes han revelado la existencia de una estructura definida respecto a los dermatoglifos humanos entre poblaciones. Knussman (1967), empleando un análisis factorial, y Roberts y Coope (1975), utilizando el análisis de componentes principales, observaron que algunas características dérmicas se hallaban altamente correlacionadas. Así, Roberts y Coope tomaron 20 crestas ulnares y radiales para proponer una «teoría de campos» (aplicada con anterioridad por Butler a los complejos dentales) para los dermatoglifos. Esta teoría se basa en el concepto de que los complejos genéticos se ven afectados por el ambiente dando lugar a una gama de diversas expresiones fenéticas. De este modo, cada características no requiere un gen independiente para su expresión. Crawford *et al.* (1976) propusieron que las entidades intercorrelacionadas o «campos» correspoden a los patrones observados de inervación y riego vascular. Lin *et al.* (1979) después de observar el mismo campo en varias poblaciones, propusieron que estas estructuras eran universales en la especie humana.

Crawford *et al.* (1976) demostraron la existencia de estos campos en las poblaciones indias tlaxcaltecas, mediante el uso del análisis de componentes principales (ACP) y del análisis factorial. El dígito 1 (el pulgar) actúa como campo separado, los dígitos segundo y tercero se encuentran relacionados de manera que conforman el segundo campo y los dígitos tres y cuatro comprenden el último campo. Nuestra hipótesis consistía en que la inervación de la piel de la palma y de los dígitos corresponden a estos campos. Hasta la fecha, se ha observado

esta estructura intrapoblacional detrás de la variabilidad digital observada en todas las poblaciones estudiadas. Por lo tanto, la definición de Lin *et al.* (1979) como estructuras «universales» parece ser correcta.

Comparaciones interpoblacionales

Las comparaciones entre diferentes poblaciones basadas en los dermatoglifos se han visto complicadas debido al uso de diversas características y de, en determinadas ocasiones, métodos de descripción ad hoc. La mayoría de los estudios de las poblaciones del Nuevo Mundo consisten en largas listas de características dérmicas para el grupo que se está analizando con una comparación de medias, y en ocasiones, de desviaciones estándar. No es común encontrar la aplicación de la estadística multivariante o de las medidas de la estructura de la población para la comprensión de la evolución y la microdiferenciación de los grupos amerindios. Sin embargo, existen algunas excepciones en donde se han examinado las relaciones entre características dérmicas, geográficas y genéticas en las poblaciones de América (Rothhammer *et al.*, 1973; Neel *et al.*, 1974).

Poblaciones esquimales

Puede decirse que, proporcionalmente, se sabe más acerca de la varialidad de los dermatoglifos en las poblaciones esquimales que en cualquier otra población del Nuevo Mundo. Por ejemplo, se tienen datos sobre la distribución de frecuencias de los patrones digitales para un total de 12 poblaciones esquimales distribuidas desde Norton Sound, en Alaska, hasta Groenlandia. La tabla 21 proporciona los porcentajes de los patrones digitales para ambas manos, ya que los datos para los dedos individulaes se hallan disponibles únicamente para seis poblaciones. Estas poblaciones esquimales presentan, en orden de frecuencia, presillas (frecuencia más alta), torbellinos y arcos. Las presillas ulnares son varias veces más frecuentes que las presillas radiales. Una comparación intrapoblacional pone de manifiesto la existencia de un amplio espectro de variación respecto a la aparición de los distintos patrones digitales entre sexos y entre diferentes grupos. Por ejemplo,

los torbellinos aparecen, en varones, con una frecuencia de 61,7 por ciento en Point Hope y de 27,6 por ciento en Wainwright, mientras que en las hembras varía desde un 62,7 por ciento en Scoresbysund hasta un 21,8 por ciento en Wainwright. Resulta difícil indicar con precisión las razones para una variación de este tipo, especialmente ya que Wainwright y Point Hope son poblaciones esquimales inupik y se encuentran muy próximos geográficamente. Alguna porción de la variabilidad observada podría explicarse por el pequeño tamaño de las muestras y por el flujo genético diferencial de procedencia europea. No obstante, la mayoría de estos asentamientos esquimales son de pequeño tamaño (por ejemplo, Wales tiene una población total de 125 habitantes y Savoonga tiene aproximadamente 250 habitantes) y las muestras recogidas constituyen una proporción razonable del total de la comunidad.

La tabla 22 presenta el rango de variabilidad de todas las crestas para ocho poblaciones esquimales. Los datos para dígitos separados se hallan disponibles únicamente para dos poblaciones, concretamente, Angmagssalik y Scoresbysund (ambas de Groenlandia). Se observa como hecho interesante que los varones no presentan un mayor número total de crestas en todas la comunidades. Por ejemplo, las hembras de las vecindades de Kodiak, Point Barrow y Julianehaab presentan un promedio más alto para el número total de crestas que en el caso de los varones. El número total de crestas para los varones varía de una media de 113,5 en Wainwright a 182,5 en Scorebysund. Las hembras varían desde 104,1 en Wainwright hasta 172,4 en Scoresbysund. Los esquimales de Groenlandia poseen, de lejos, el número más elevado de crestas, mientras que los grupos Inupik, como los de Point Barrow y Wainwright presentan los más bajos.

A pesar de haberse publicado datos acerca de las frecuencias de los patrones palmares en siete poblaciones esquimales, sólo en cuatro de ellas se han subdividido por sexos (Murad, 1975). Para la muestra total de esquimales, las hembras poseen más patrones hipotenares (29,9 por ciento) y IV interdigital (57,7 por ciento) que en los varones (26,8 por ciento y 54,1 por ciento, respectivamente). Los varones poseen una proporción más alta de patrones interdigitales tenares I (12 por ciento), II (2,2 por ciento) y III (27 por ciento), que la que presentan las mujeres. Las diferencias poblacionales son considerables. con un 52,9 por ciento de varones de Anaktuvuk Pass presentando L hipotenar, en con-

Tabla 21. Distribución de frecuencias de los patrones digitales de ambas manos en las poblaciones esquimales, subdivididas por sexo

Población	Sexo	N	A	P	PU	PR	W
Isla Kodiak[1]	V	56	8,3	49,4	46,9	2,5	42,3
	H	40	4,0	55,6	53,8	1,8	40,5
Savoonga[2]	V	81	1,5	51,1	48,6	2,5	47,4
	H	83	2,7	59,0	56,8	2,2	38,4
Gambell[2]	V	41	0,5	57,3	52,7	4,6	42,2
	H	39	3,3	62,2	59,9	2,3	34,5
Wales[2]	V	31	1,6	63,6	59,4	4,2	34,7
	H	28	2,5	58,3	55,4	2,9	39,2
Point Hope[3]	V	53	2,7	35,7	33,4	2,3	61,7
	H	69	5,1	48,2	44,0	4,2	46,7
Point Barrow[3]	V	58	4,7	62,3	58,8	3,5	33,0
	H	71	3,4	60,5	56,6	3,9	36,1
Wainwright[3]	V	91	2,7	69,8	64,2	5,6	27,6
	H	90	6,3	71,9	68,3	3,6	21,8
Anaktuvuk Pass[3]	V	35	0,9	64,8	63,1	1,7	34,3
	H	36	1,7	67,5	63,6	3,9	30,8
Isla Baffin[4]	V	234	1,8	58,6	55,0	3,6	39,6
	H	218	4,1	66,9	64,3	2,6	29,0
Isla Southampton[5]	V	28	2,2	57,8	55,3	2,5	40,0
	H	34	6,5	48,1	46,0	2,1	45,4
Angmagssalik[6]	V	100	2,4	41,3			56,3
	H	100	2,5	46,3			51,2
Scoresbysund[7]	V	25	2,0	44,4	40,8	3,6	53,6
	H	25	4,0	33,2	32,0	1,2	62,8
Total*	V	733	2,6	55,9	52,6	3,3	41,5
	H	733	4,0	57,4	54,6	2,8	38,7

[1]Meier, 1966; [2]Crawford, sin publicar; [3]Meier, 1978; [4]Auer, 1950; [5]Popham, 1953; [6]Ducros, 1978; [7]Ducros y Ducros, 1972.

* Únicamente muestras donde cada sexo se ha estudiado de manera separada, y donde se efectúa la distinción entre presillas ulnares y radiales.

traste con el escaso 17,3 en Gambell (Murad, 1975; Midlo y Cummins, 1931). Los patrones interdigitales son más comunes en la mano

Tabla 22. Número total de crestas para ocho poblaciones esquimales

Población	Sexo	N	Número total de crestas		Referencias
			Media	DS	
Isla Kodiak	V H	56 40	120,8 122,3	52,6 38,4	Meier, 1966
Point Hope	V H	53 69	157,7 136,5	52,6 58,6	Meier, 1978
Point Barrow	V H	58 71	128,7 130,7	48,2 50,5	Meier, 1978
Wainwright	V H	91 90	113,5 104,1	46,8 44,2	Meier, 1978
Anaktuvuk Pass	V H	35 36	133,8 124,6	40,6 37,8	Meier, 1978
Julianehaab	V H	63 63	146,8 152,8	75,0 67,3	Cummins & Fabricius-Hansen, 1946
Angmagssalik	V H	100 100	169,6 161,3	43,7 36,2	Ducros, 1978
Scoresbysund	V H	25 25	182,5 172,4	38,8 51,3	Ducros & Ducros, 1972

derecha (38,2 por ciento en varones y 34 por ciento en hembras) que en la izquierda. Estos patrones palmares pueden constituir unos rasgos útiles para el estudio de la estructura poblacional de los amerindios y esquimales.

La variabilidad en el número de crestas interdigitales palmares a-b pueden observarse en la tabla 23. Estas características han sido descritas para un total de siete poblaciones esquimales. Existe una pequeña asimetría variable entre las palmas derecha e izquierda, así como una diferencia insignificante entre sexos para el total de la muestra respecto a esta característica. Una suma del número total de crestas a-b (mano derecha más mano izquierda) para las siete poblaciones muestra un rango de variación pequeño desde la media más baja, (75,3) en las

hembras de Anaktuvuk, hasta el máximo de 84,4 en las hembras de Wales, en Alaska.

Las estructuras de las poblaciones de la isla de San Lorenzo, King Island y Wales, en Alaska, han sido también analizadas en relación a los dermatoglifos. Así, se aplicó el método de Harpending y Jenkins (1973), que utiliza una matriz de tipo R, para estudiar las frecuencias de los patrones de las yemas de los dedos para estas cuatro poblaciones. Cada población, subdividida por sexos, fue caracterizada con 37 rasgos por dedo, con frecuencias de torbellinos, presillas ulnares y radiales y arcos. Como se esperaba, Gambell y Savoonga, de la isla de San Lorenzo, muestra una afinidad considerable, mientras que King Island y Wales difieren entre sí y respecto a los isleños de San Lorenzo,

Tabla 23. Resumen del número de crestas a-b en poblaciones esquimales

Población	Sexo	N	Mano izq.		Mano der.		Ambas manos
			Media	DS	Media	DS	Media
Savoonga[1]	V	81	39,0	6,2	39,0	6,2	78,0
	H	83	38,5	6,0	38,4	5,8	76,9
Gambell[1]	V	41	39,7	6,2	39,6	5,6	79,3
	H	39	41,2	7,3	42,7	8,4	83,9
Wales[1]	V	31	41,3	3,6	40,9	5,1	82,2
	H	28	42,8	7,2	41,6	6,8	84,4
Point Hope[2]	V	102	39,5	6,4	38,7	8,2	78,2
	H	108	39,0	6,3	38,4	4,8	77,4
Pt. Barrow[2]	V	100	37,8	6,6	37,6	6,4	75,4
	H	117	38,2	5,5	37,4	5,5	75,6
Wainwright[2]	V	114	38,5	5,9	37,5	6,3	76,0
	H	122	38,5	5,5	37,0	5,5	75,5
Anaktuvuk Pass[2]	V	34	39,0	5,8	40,1	7,0	79,1
	H	35	38,7	4,4	36,6	3,7	75,3
Total	V	503	39,1		39,1		78,3
	H	532	39,6		38,9		78,4

Referencias: [1]Crawford, 1991, datos sin publicar. [2]Murad, 1975.

los cuales hablan la lengua inupik (véase figura 26). El mapa genético, en el que se representa la CP1 frente a la CP2, pone de manifiesto que las poblaciones yupik e inupik se separan a lo largo del primer eigenvector. El segundo eigenvector separa a los esquimales de King Island de los otros tres asentamientos. Las características que aportan más información son las presillas radial y ulnar, que separan Wales de Gambell y Savoonga. Puede distinguirse King Island de las otras tres poblaciones debido a la elevada incidencia de torbellinos en el tercer dedo de la mano derecha.

He calculado la D^2 de Mahalanobis, empleando todas las características dermatoglíficas disponibles, esto es, número medio de crestas y frecuencia de los distintos patrones por dedo (véase tabla 24). Tal como se esperaba, Gambell y Savoonga poseían la distancia genética inferior, y sus distribuciones no son significativamente diferentes en términos estadísticos. Las reconstrucciones etnohistóricas (véase capítulo V) indican que Savoonga se formó por la división de Gambell, por lo que, las dos poblaciones deberían mostrar una gran afinidad genética entre

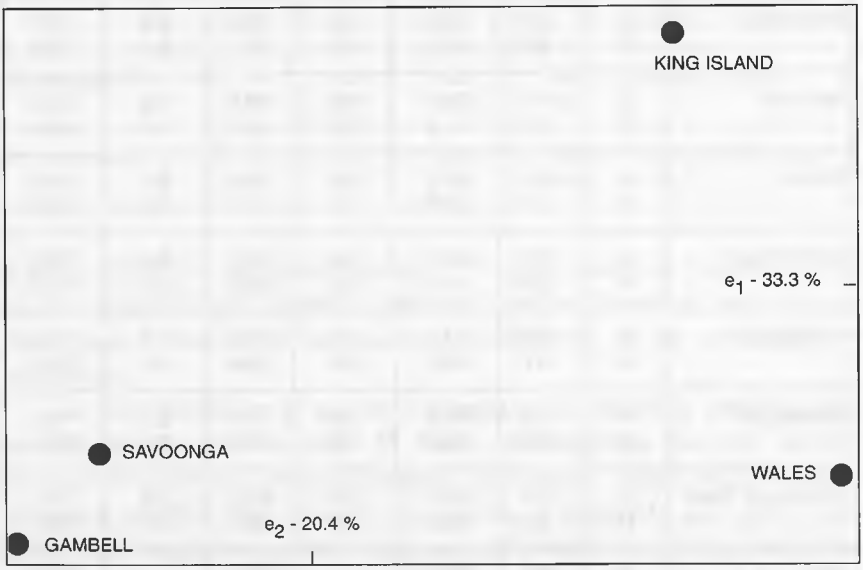

Figura 26. Mapa genético de una matriz de tipo R basada en las frecuencias de los patrones digitales de las poblaciones esquimales de la región de Norton Sound, en Alaska.

sí. No obstante, es interesante señalar que para las hembras, ninguna distribución es significativamente diferente y las distancias genéticas no son tan grandes como en los varones. Esta gran similitud entre cuatro poblados puede reflejar el traslado de mujeres procedentes de Siberia y Alaska por culpa de la dramática reducción de la población. Estas distancias genéticas sugieren que los análisis genéticos basado en los dermatoglifos pueden proporcionar resultados similares a los que se obtienen con las frecuencias de los marcadores sanguíneos.

Tabla 24. Comparación entre cuatro poblados esquimales subdivididos por sexos, en base a la D^2 de Mahalanobis

Poblaciones			Varones	
	Savoonga	Gambell	Wales	King Isl.
Savoonga		3,31 (1,82)	5,15 (2,17)	6,93 (2,63)
Gambell	1,21		4,53 (2,13)	7,71 (2,78)
Wales	1,55*	1,08		10,13 (3,18)
King Isl.	1,55*	1,44	1,71**	
			Hembras	
	Savoonga	Gambell	Wales	King Isl.
Savoonga		2,52 (1,59)	3,09 (1,76)	4,15 (2,04)
Gambell	0,88		4,99 (2,23)	5,77 (2,40)
Wales	0,85	1,07		5,75 (2,39)
King Isl.	1,11	1,21	1,04	

Varones, d.f = 52, 119; hembras, d.f. = 53, 121 (el primero de los dos grados de libertad indica el número de variables empleadas en el cálculo). La matriz F se encuentra en el triángulo inferior; la matriz D^2 de Mahalanobis está en el triángulo superior; el valor de D se halla entre paréntesis.

*: Nivel de significación del 5 %.

**: Nivel de significación del 1 %.

Poblaciones amerindias

América del Norte

Existe una diferencia considerable en las frecuencias de los tipos de características digitales entre las poblaciones indias de América del Norte. Tanto los varones como las hembras de las poblaciones apache, navajo, choctaw, y seneca, presentan medias relativamente altas de torbellinos (varones, 42,6 por ciento y hembras, 44,6 por ciento). Estos promedios son ligeramente superiores a los que se observan en los grupos esquimales (véase tabla 25). Los indios de América del Norte presentan, así mismo, una incidencia relativamente elevada de presillas ulnares (47,8 por ciento en varones y 43,9 por ciento de hembras), si bien esta proporción es más baja que la que se encuentra en los grupos (52,6, por ciento para varones y 54,6 por ciento para hembras).

Tabla 25. La distribución de frecuencias de los patrones digitales en porcentajes para ambas manos, en las poblaciones indias de América del Norte

Población	Sexo	No.	A	P	PU	PR	T
Micmac[1]	T	150	10,4	60,0	55,9	4,1	29,7
Arapahoe[2]	T	50	4,6	47,8	44,2	3,6	47,6
Cherokee[3]	V	343	5,5	62,6			31,9
	H	327	5,6	63,1			31,3
Mohawk[3]	V	108	1,9	47,2			50,9
	H	92	1,7	54,0			44,2
Commanche[4]	T	67	6,3	50,4	48,5	1,9	43,3
Seneca[5]	V	27	5,6	51,8	48,5	3,3	42,6
	H	55	10,5	51,8	48,7	3,1	37,6
Seminole[6]	T	146	2,2	55,2			42,7
Apache[7]	V	44	5,5	45,5	44,6	0,9	49,1
	H	50	3,6	45,5	43,0	2,4	51,0
Choctaw[7]	V	53	13,0	56,5	52,3	4,2	30,6
	H	51	14,9	46,0	42,5	3,5	38,0

Población	Sexo	No.	A	P	PU	PR	T
Navajo[7]	V H	48 54	3,3 5,4	48,7 42,8	45,6 41,5	3,1 1,3	47,9 51,9
Pueblo[8]	T	131	6,8	40,1	37,0	3,1	53,1
Hopi[8]	T	59	2,9	53,0	51,5	1,5	44,1
Alalakaket[9]	T	70	0,6	29,8	28,4	1,4	69,6

[1]Chiasson, 1960; [2]Downey, 1927; [3]Rife, 1972; [4]Cummins y Goldstein, 1932; [5]Doeblin *et al.*, 1968; [6]Rife, 1968; [7]Flickinger, 1975; [8]Cummins, 1941; [9]Meier (sin publicar).

América Central

Varios investigadores han analizado los dermatoglifos de las poblaciones indias de América Central (Newman, 1970; Cope y Roberts, 1971). Algunas de estas revisiones subrayan las diferencias dérmicas entre las poblaciones mayas y todas las demás (Garruto *et al.*, 1979), mientras otros autores se centran en la variación existente entre los grupos mayas (Newman, 1960). Esta parte de la sección dedicada a los dermatoglifos, dentro del capítulo sobre variación morfológica, resume la variabilidad de algunas características dermatoglífcas específicas, como los patrones digitales, el número total de crestas, los patrones palmares y el número de crestas a-b.

En la tabla 26 puede observarse la distribución de frecuencias de los dermatoglifos papilares de ambas manos para diversas poblaciones mayas y no mayas. Tanto los varones como las hembras mayas presentan una frecuencia mayor de presillas ulnares en relación a los indios de América del Norte o de los esquimales. Las distintas frecuencias para los mayas se superponen con las de las poblaciones no mayas, si bien estas últimas presentan mayores frecuencias de presillas ulnares. Las muestras son difíciles de comparar debido al pequeño tamaño y a la preferencia del investigador por determinadas características, ignorando otras.

Tabla 26. Comparación de la distribución de frecuencias de todos los patrones digitales para distintas poblaciones mayas y no mayas

Población	Sexo	N.°	A	P	PU	PR	T
Mayas							
Tzotzil-Tzeltal [1]	V	90	6,4	58,6	55,3	3, 3	34,9
Chamala [2]	V	100	3,4	52,8	48,1	4,7	43,8
Hacienda Acu [3]	V	25	6,4	42,4	40,8	1,6	51,2
Chichén Itzá [4]	T	127	7,6	59,2	57,0	2,2	33,2
Amatenango [5]	V	49	1,2	46,4	42,5	3,9	52,4
Huixtan [5]	V	50	2,5	48,7	46,6	2,1	48,9
Finca Tzeltal [5]	V	47	2,8	57,0	53,2	3,8	40,2
Patzun [6]	V H	72 32	6,9 14,0	58,3 49,9	55,4 48,7	2,9 1,2	34,8 36,1
Soloma [6]	V H	90 22	2,4 2,0	48,8 54,9	46,3 53,2	2,5 1,6	48,7 43,1
Santa Clara [6]	V	68	5,6	54,9	51,6	3,2	39,5
Solola [6]	V	82	6,3	53,7	50,0	3,7	40,0
Chiapas (Tzotzil) [7]	V	230	7,2	57,0			35,8
Total Mayas	V H		4,39 8,0	52,2 52,4	49,0 51,0	3,2 1,4	43,4 39,6
No Mayas							
Tarahumara [3]	V	26	2,7	45,5	43,5	2,0	51,9
Aztecas [8]	T	78	3,2	57,3	55,0	2,3	39,7
Tarascanos [9]	V	116	4,2	61,6	58,0	3,6	34,2
Mixtecas [10]	V	78	3,3	56,5	52,9	3,6	40,3
Zapotecas [10]	V	50	3,2	60,3	56,7	3,6	36,6

Población	Sexo	N.°	A	P	PU	PR	T
Zapotecas [1]	V	104	6,6	59,1	56,3	2,8	34,2
Nahua Vera Cruz [1]	V	37	9,5	47,4	45,7	1,7	43,3
Tarasco [1]	H	40	11,3	51,5	50,0	1,5	37,3
Nahua (Otomi) [1]	V	34	6,5	58,3	56,2	2,1	35,3
Tlaxcala [11]	V H	55 82	8,0 10,7	62,9 58,3	58,5 53,9	4,4 4,4	29,1 31,0
Total no Maya	V H	500 122	5,5 11,0	56,5 54,9	53,5 52,0	3,0 3,0	38,1 34,2

Referencias: [1] Zavala *et al.*, 1971; [2] Leche, 1936a; [3] Leche, 1934; [4] Cummins y Steggarda, 1936; [5] Leche *et al.*, 1944; [6] Newman, 1960; [7] Kalmus *et al.*, 1964; [8] Leche, 1936b; [9] Leche, 1936c; [10] Leche, 1936d; [11] Lin *et al.*, 1979.

Se tiene muy poca información acerca del promedio del número de crestas a-b para las poblaciones indias de América Central. Hasta la fecha, únicamente una población maya ha sido examinada para evaluar esta característica, los tzotzil-tzeltal (Zavala, *et al.*, 1971). Los datos se encuentran en forma de totales para ambas manos, presentando una media de 81,9 (d.s. 10,9). Las poblaciones no mayas varían desde un 61,9 (Zavala *et al.*, 1971) hasta un 89,4 (d.s. 10,2) para 140 varones de Cuanalán (Crawford, *et al.*, 1976). Las subdivisiones de las poblaciones tlaxcaltecas varían desde un promedio de 82,2 para las hembras de San Pablo del Monte hasta un 89,4 para los varones de Cuanalán. La población con menos mestizaje, San Pablo, parece tener un inferior número de crestas a-b respecto a los demás grupos mexicanos.

Además, los tlaxcaltecas que presentan mestizaje, poseen un número de crestas a-b mayor que cualquiera de los grupos norteamericanos estudiados.

Las poblaciones tlaxcaltecas ofrecen una buena ocasión para analizar las afinidades entre los grupos cuyas características genéticas y pasado histórico son conocidos. Crawford *et al.* (1976) han empleado técnicas multivariables para examinar la variabilidad intra e interpoblacional en cuatro grupos tlaxcaltecas. La variación intrapoblacional pone de manifiesto la existencia de una estructura determinada pare-

cida a la descrita por Roberts y Coope (1975). Las afinidades interpoblacionales fueron establecidas por medio de las distancias genéticas de Mahalanobis. Así, San Pablo se distinguía de las otras poblaciones, reflejando su origen amerindio y su menor índice de mestizaje. Las dos poblaciones que fueron trasladadas se asemejan en mayor medida a la ciudad de Tlaxcala, y se distinguen de un modo apreciable una de otra. En cuanto a los varones, el grupo de Tlaxcala se halla más próximo a San Pablo y Saltillo que a Cuanalán. Sin embargo, para las hembras, San Pablo aparece más cercano a Cuanalán que a Tlaxcala, incluso cuando esta comunidad se sitúa en el mismo valle, y a poca distancia.

Los análisis efectuados mediante funciones discriminantes indican que los dermatoglifos no logran clasificar a cada individuo en sus localidades de origen. La clasificación más correcta era bastante equivalente entre los varones de Cuanalán y hembras de San Pablo y Tlaxcala, con casi un 52 por ciento de clasificación correcta (Crawford *et al.*, 1976).

Efectuando un examen detallado desde el primer estudio publicado, Victoria Bach Enciso volvió a analizar todas las colecciones de datos existentes acerca de los tlaxcaltecas (Bach Enciso, 1983). Así, empleó análisis con matrices de tipo R de las frecuencias de los dermatoglifos papilares para los varones y las hembras tlaxcaltecas, y los comparó con los datos publicados acerca de otros grupos. Los mapas genéticos basados en los grupos sanguíneos o en los dermatoglifos de las cuatro poblaciones explican alrededor del 80-90 por ciento de la variabilidad total en los dos primeros ejes. San Pablo y Saltillo aparecen más alejados uno del otro, encontrándose separados a lo largo del primer eigenvector.

En análisis basados en marcadores sanguíneos, esta separación a lo largo del primer eje está provocada principalmente por el sistema MN. La dispersión a lo largo del segundo eigenvector se debe sobre todo al sistema RH, con el complejo genético cde afectando a los varones y el CDe a las hembras. En un gráfico de la matriz de tipo R con datos de las frecuencias de los distintos tipos de dermatoglifos digitales, la dispersión a lo largo del primer eje resulta de la frecuencia de torbellinos frente a las presillas ulnares. San Pablo se distingue siempre a lo largo del primer eje debido a la elevada frecuencia de torbellinos (Bach Enciso, 1983).

Bach Enciso cuantificó, así mismo, la diferenciación genética empleando la Rst de Harpending y Jenkins, que es similar a la Fst de Sewall Wright. Así, los valores de la Rst basados en los grupos sanguíneos para los varones y las hembras son de 0,028 y 0,021 frente a los que aparecen en base a los dermatoglifos, que son de 0,013 y 0,010, respectivamente. Por lo tanto, estas características cuantitativas son más conservativas y, aparentemente, se diferencian menos que las simples características mendelianas. Además, los valores de Rst tlaxcaltecas se parecen a los calculados por Cavalli-Sforza y Bodmer (1971) para seis poblados mayas de Guatemala a partir de matrices de migración (Rst = 0,013).

Las comparaciones de las poblaciones tlaxcaltecas con otros grupos mexicanos pueden observarse en las figuras 27 y 28 (Bach Enciso, 1983). La figura 27 representa la gráfica de una matriz de tipo R de los dos primeros eigenvectores para varones, usando las frecuencias de los dermatoglifos papilares. Añadiendo dos poblaciones más, únicamente el 53 por ciento de la varianza se explica por los dos primeros eigenvectores. San Pablo se halla más alejado de la población española, habiendo sido separado a lo largo del primer eigenvector. El segundo eje parece reflejar los elementos de carácter geográfico. La gráfica de las subdivisiones para las hembras, proporciona una separación basada en el grado de mestizaje español (véase figura 28).

Bach Enciso ha medido el ajuste entre distancias calculadas tanto por datos genéticos como por los proporcionados por los dermatoglifos. Las frecuencias de los dermatoglifos papilares mostraban las correlaciones más altas con los datos de la genética sanguínea, con un r = 0,96. Mientras que las variables palmares y una mezcla de 28 características cuantitativas mostraban las correlaciones más bajas, concretamente 0,68 y 0,62. Estos valores constituyen correlaciones realmente altas, lo cual puede reflejar el pequeño número de distancias en las matrices. En contraste, Neel *et al.* (1974) observaron correlaciones modestas entre los elementos genéticos y los dermatoglifos para una serie de poblados yanomamas; de este modo encontraron una correlación intraclase de 0,30 para los datos genéticos frente a los dermatoglifos y de 0,08 para los antropométricos frente a los dermatoglifos.

América del Sur

Los dermatoglifos de las poblaciones indias de América del Sur presentan una amplia variabilidad respecto a la frecuencia de cada tipo, tanto dentro de cada grupo como entre ellos. Existen cerca de 25 estudios importantes acerca de los dermatoglifos de las poblaciones indias de América del Sur. El espacio limitado de este libro no me permite enumerar todas las diferencias para características tales como las frecuencias de los dermatoglifos papilares, número total de crestas, patrones palmares y tipos modales de la línea C. En su lugar me referiré a algunas de las monografías que sumarizan dichos datos. No obstante, este capítulo se centrará en estudios que den alguna idea de la estructura poblacional y de los procesos evolutivos empleando las características dérmicas. Así pues, la bibliografía acerca de los dermatoglifos en las poblaciones de América del Sur han sido revisadas por Coope y Roberts (1971), Salzano y Callegari-Jacques (1989) y Garruto *et al.* (1979). Por otro lado, Pena *et al.* (1972) describen una apreciable hete-

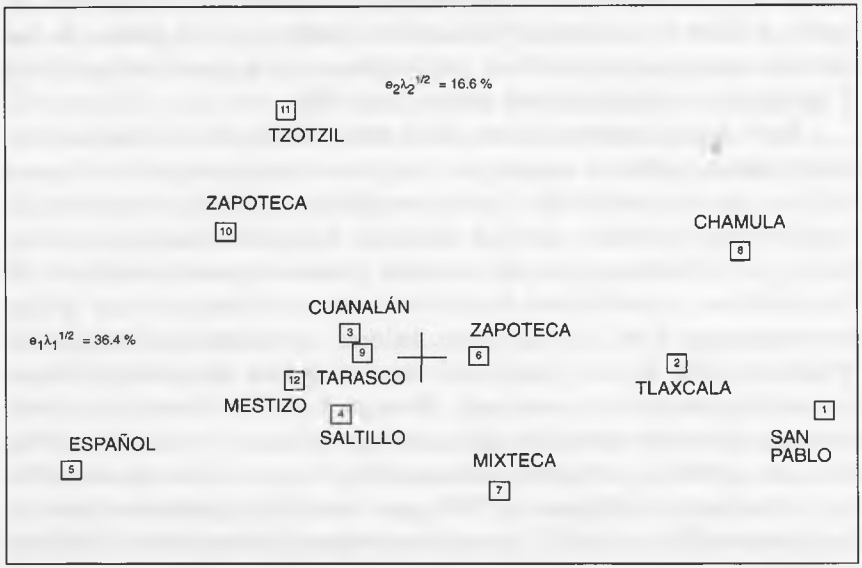

Figura 27. Mapa genético de una matriz de tipo R basada en las frecuencias de los patrones digitales para 12 poblaciones indias mexicanas varones (Bach Enciso, 1983).

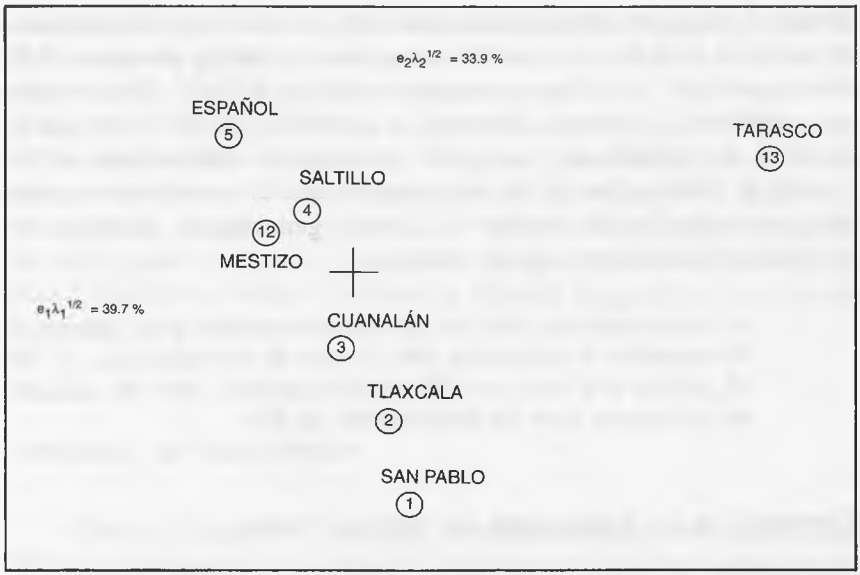

Figura 28. Mapa genético basado en las frecuencias de los patrones digitales para siete poblaciones indias mexicanas hembras (Bach Enciso, 1983).

rogeneidad entre las poblaciones de cayapo, caingang y xavante, pueblos que hablan la lengua ge. De igual modo, Dennis *et al.* (1978) observan diferencias significativas entre grupos de los indios del Mato Grosso.

Rothhammer *et al.* (1973) han examinado las diferencias en cuanto a los dermatoglifos para siete poblados de indios yanomamas, observando un elevado grado de variabilidad dérmica entre las poblaciones tanto en varones como en hembras. Esto puede ser un reflejo de la migración femenina dentro de estos poblados. Finalmente, estos autores concluyen que las características que distinguen a los yanomamas de otras tribus de América del Sur son: baja frecuencia de torbellinos, alta frecuencia de arcos y baja presencia de patrones palmares interdigitales tenar/primero (Rothhammer *et al.*, 1973). También se efectuó un análisis acerca de los diferentes niveles de diferenciación para los mismos yanomamas (Rothhammer *et al.*, 1977). El grado de concordancia entre las características genéticas y los dermatoglifos varían con el nivel de diferenciación de la población. Esta relación permanece con valores poco importantes hasta que se consigue un nivel jerárquico racial, en

donde el rango de correlación alcanza 0,88. A nivel de poblado, la correlación es de 0,16 y al nivel de grupo de un poblado alcanza el 0,20. Por su parte, el nivel de concordancia tribal es de 0,25. Estos resultados confirman en parte la observación de Neel *et al.* (1974) de que en el nivel de poblado se encuentran las mayores congruencias (0,34) cuando la observación de los dermatoglifos era de naturaleza cuantitativa, y se utilizaba una medida de distancia generalizada. Rothhammer y sus colegas concluyen de este modo:

> La correspondencia entre los marcadores genéticos y las matrices de dermatoglifos se incrementa con el orden de diferenciación... es difícil postular si la selección diferencial ha operado sobre los marcadores genéticos o sobre los dermatoglifos (p. 57).

Dentición de las poblaciones del Nuevo Mundo

Introducción

Los dientes han contribuido en gran medida, en función de su dureza, preservación y su etiología genética, a la comprensión de la evolución humana. Así, las denticiones procedentes de antiguas poblaciones de Asia y de indios americanos han proporcionado datos de gran utilidad acerca del poblamiento del Nuevo Mundo y su posterior diferenciación. Se han empleado, básicamente, dos metodologías para estudiar la variabilidad: 1) el uso de características discretas o de la morfología dental para efectuar comparaciones entre poblaciones y 2) medidas dentales (odontométricas) para caracterizar a las poblaciones en base a la forma y al tamaño. Ambos métodos se han utilizado para el estudio del poblamiento del Nuevo Mundo.

Hanihara (1979) ha investigado las afinidades evolutivas de seis poblaciones (japoneses, ainu, indios pima, aborígenes australianos y americanos de descendencia europea y africana), empleando para ello medidas de los diámetros de la corona mesiodistal con un tamaño de cada muestra de 20 individuos. El análisis de componentes principales puso de manifiesto la existencia de dos grupos, uno que contenía a los japoneses, ainu y pima, y el otro a los americanos de descendencia europea y africana y a los aborígenes australianos. El primer grupo repre-

sentaba a los pueblos mongoloides, siendo los amerindios parte de él. En el segundo grupo, los europeos y africanos tendían a presentar afinidades más estrechas que los aborígenes australianos. Todo esto es posiblemente el resultado de que se compartan alrededor del 30 por ciento de genes debido al mestizaje. El grupo mongoloide se caracteriza por poseer dientes frontales más grandes y molares más pequeños, mientras que el segundo grupo es justo al revés. El hallazgo importante de este estudio es que, en gran parte, al igual que la información genética, los dientes indican la estrecha relación filogenética entre las poblaciones amerindias y asiáticas.

Poblamiento del Nuevo Mundo

Christy Turner ha empleado las características de la morfología dental para intentar reconstruir las relaciones entre los grupos asiáticos y los amerindios. Para ello, subdividió el complejo dental mongoloide (definido en primera instancia por Hanihara, 1969) en sundadontos y sinodontos. Hanihara *et al.* (1975) incluyeron dentro del complejo dental mongoloide: incisivos centrales superiores en forma de pala (incisivos con superficies linguales cóncavas y crestas marginales elevadas), cúspide 6, cúspide 7, arruga y protostílido desviados de los primeros molares inferiores. De acuerdo con Turner, los sinodontos del noreste de Asia poseen una dentición más compleja con una presencia mayor de primer molar inferior con tres raíces, mayor presencia de primeros molares inferiores con estrías desviadas y mayor proporción de incisivos en forma de pala (Turner, 1990). Los sundadontos, llamados así debido a la plataforma Sunda que en la actualidad se halla sumergida, aparece en el sudeste de Asia, y en las islas de Indonesia y Melanesia, comprendiendo dientes de tipo menos complejos con un porcentaje más alto de primeros molares inferiores con dos raíces.

Turner (1987) afirma que todas las poblaciones del Nuevo Mundo poseen patrones sinodontos, sugiriendo que comparten un origen asiático nororiental. Sin embargo, existe una variación en la frecuencia de varias características dentales entre los distintos grupos del Nuevo Mundo. Turner (1987) concluye del siguiente modo:

> Ya que la microevolución de los caracteres dentales parece ser uniforme a escala mundial, *las diferencias dentales entre los asiáticos del noreste y los indios americanos pueden utilizarse para calcular el momento en que estas dos poblaciones se separaron.* Mi estimación es que los sinodontos penetraron por primera vez en Alaska no mucho antes de hace 15.000 años (La cursiva es mía).

Desgraciadamente, Turner no proporciona la metodología para calcular el tiempo en base a las características dentales en su artículo de 1987. En otra publicación, atribuye la elaboración de un método a Smith, para el cálculo de una medida promedio multivariante de divergencia (MMD), que divide por el tiempo de separación para obtener una tasa de microdiferenciación dental (Turner, 1985). Desgraciadamente, no se constata ningún método matemático para esta metodología para que el lector pudiese seguir con más detenimiento la elegancia de esta teoría. La omisión es particularmente inquietante, en tanto en cuanto Smith no aparece en la bibliografía. Para hacer funcionar un reloj dental debería reunirse evidencias que confirmen que las características discretas evolucionan con tasas constantes. Muy al contrario, una serie de pruebas dentales del pleistoceno sugieren tasas diferenciales de evolución a lo largo de un período de tiempo más dilatado (Frayer, comunicación personal). Además, debe utilizarse un suceso preciso en términos cronológicos para especificar en qué momento se pone el reloj en marcha. Yo sigo sin convencerme de que las pruebas dentales proporcionen una fecha de 12.000 años para el poblamiento del Nuevo Mundo. Seleccionar tiempos convenientes de un modo arbitrario para establecer una fecha específica para el poblamiento del Nuevo Mundo huele a razonamiento circular.

La dentición de todas las poblaciones indígenas del Nuevo Mundo ha sido englobada en el complejo mongoloide y en la subdivisión sinodonte. Turner (1987) mantiene la existencia de tres grupos para el continente americano: 1) aleutiano-esquimal, caracterizado por altas frecuencias de primeros molares inferiores con tres raíces y primeros molares superiores monorradiculados, al tiempo que presentarían bajas proporciones de incisivos en diente de pala y de tubérculos de Carabelli; 2) la mayor parte de los indios de América del Norte y todos los sudamericanos, definidos por Turner como «división homogénea con frecuencias de rasgos que tienden a ser opuestas

a las que pueden encontrarse en los aleutianos-esquimales»; y 3) indios de la costa del noroeste y del interior de Alaska, quienes se describen con características intermedias entre los dos primeros grupos. Turner explica esta variabilidad de tres modos diferentes: 1) una migración simple seguida de diferenciación; 2) dos migraciones con una población intermedia de la costa noroeste y del interior de Alaska, resultado de la hibridación; y 3) tres migraciones separadas procedentes de Siberia. Turner rechaza la primera explicación, afirmando que estos grupos habrían tenido que verse sujetos a presiones ambientales selectivas en el Nuevo Mundo y, sin embargo, los grupos dentales no se correlacionan espacialmente con ambientes específicos. Este rechazo asume que estas características experimentan selección natural, en lugar de la acción de procesos estocásticos. Recientemente, Relethford (1991) ha mostrado que las características cuantitativas se encuentran sujetas a la deriva genética en gran medida como las características mendelianas, cuestionando la mitología asociada con la creencia de que las características poligénicas son más estables y, de algún modo, inmunes a la acción de los procesos estocásticos. Turner rechaza asimismo la segunda alternativa en base al sistema sanguíneo AB0. Por último, prefiere la hipótesis de las tres migraciones separadas procedentes de Asia, no simplemente por las evidencias dentales, sino por el apoyo de las pruebas lingüísticas, arqueológicas y genéticas. De acuerdo con Zegura (1985), los datos genéticos no indican por sí solos un origen basado en tres migraciones. Las evidencias arqueológicas apoyan claramente una primera migración india y una migración esquimal más tarde, pero las pruebas para apoyar tres migraciones son insuficientes. La síntesis lingüística de Greenberg (1987) ha sido blanco de críticas por la mayoría de los investigadores, que han aceptado las familias aleutiano-esquimal y na-dené, pero que han condenado fuertemente su agrupación de todas las demás lenguas del Nuevo Mundo en una única familia lingüística amerindia. El llamado consenso sobre el poblamiento del Nuevo Mundo en tres oleadas ha sido elaborado con cierto número de datos puntuales, cada uno apoyado en el otro y, al mismo tiempo, incapaces, por separado, de pasar un examen meticuloso por méritos propios.

Variación geográfica

Poblaciones árticas y subárticas

Uno de los estudios dentales más completos del área subártica es el efectuado por Coenraad Moorrees, quien formó parte de una expedición a las islas Aleutianas en 1948. Moorrees publicó un libro dedicado a la dentición aleutiana, en donde se incluye una descripción de las características discretas y odontométricas en una muestra de 94 individuos. En su volumen observa las características comunes, como los incisivos en forma de pala y el tubérculo de Carabelli. Como en otras poblaciones asiáticas, la presencia de los incisivos en forma de pala era alta en la muestra aleutiana. Las proporciones de aleutianos con forma de pala pronunciada en los incisivos centrales es mayor (63 por ciento) que las halladas por Hrdlička (1920) para las poblaciones esquimales (38 por ciento). Moorrees notó también la escasa presencia del tubérculo de Carabelli —8 de 60 individuos (13,3 por ciento)—. Esta frecuencia comparativamente baja del tubérculo de Carabelli ha sido observada para poblaciones esquimales y amerindias (Dahlberg, 1949). Así mismo, Moorres examinó la dentición de los aleutianos respecto a una serie de diversas características discretas distintas de las anteriores, como el número de cúspides del segundo premolar mandibular y de los molares maxilares, patrones de estrías de los molares mandibulares y supernumerarios y agénesis dental. Además de constatar la presencia de características discretas, Moorrees llevó a cabo las medidas estándar, como longitud mesiodistal, anchura bucolingual, altura de la corona y longitud de la raíz. La comparación de los tamaños de los dientes de los aleutianos con las de otras poblaciones era de poca utilidad debido a la falta de análisis multivariantes, los cuales no estaban disponibles en aquella época. En cualquier caso, Moorrees llega a la conclusión de que los datos odontométricos de los aleutianos apoyan la teoría de campos de Butler (1939), ya que los diámetros mesodistales de la corona son menos variables en los dientes mesiales cuando se comparan con los dientes más distales de cada campo dental. Teniendo en cuenta las limitaciones estadísticas informáticas de aquellos tiempos, el estudio de Moorrees de la dentición aleutiana proporciona información considerable acerca de la variabilidad poblacional.

Turner (1985) proporciona, en un apéndice de su artículo, un sumario de las frecuencias de 27 características dentales discretas en 15 muestras agrupadas. Incluidos dentro de estas agrupaciones se hallan los esquimales, que presentan frecuencias particulares que los distingue de los otros grupos del Nuevo Mundo. Por ejemplo, presentan una frecuencia escasa de forma de ala (I1 superior), (M2 superior) trirradiculados y frecuencias intermedias de otras características discretas. Los análisis de agrupamiento ponen de manifiesto una rama antigua de esquimales que se aparta del árbol del Nuevo Mundo, sugiriendo que poseen una suerte de singularidad respecto a las características dentales en relación a las otras poblaciones, así como su similitud relativa dentro del propio grupo. De igual modo, Matis y Zwemer (1971), demostraron, empleando un análisis discriminante, que los esquimales y los amerindios pueden diferenciarse entre el 90 y 100 por ciento de las veces, mientras la discriminación entre las poblaciones indias sólo era efectiva el 60 por ciento de las veces.

América del Norte

En 1920, Hrdlička publicó su hoy clásico estudio acerca de los incisivos en forma de pala, mostrando que los indios americanos, los esquimales y los chinos presentan frecuencias elevadas para esta característica, mientras que los europeos y los africanos poseen frecuencias más bajas. Sofaer *et al.* (1972), observaron una elevada presencia de formas de pala en los amerindios del suroeste, con alto grado de esta mofología en el paladar, inmediatamente por encima de los incisivos centrales superiores, así observaron un 97,3 por ciento en los papago y un 94,4 por ciento en los pima. Este tipo de forma de pala se encuentra en el 85 por ciento de las poblaciones asiáticas y un 17 por ciento entre los europeos.

Se han utilizado también otras características dentales discretas para evaluar las afinidades poblacionales. Por ejemplo, el protostílido (un cono supernumerario situado en la porción interior del molar inferior) aparece en poblaciones amerindias y asiáticas. Dahlberg (1950) ha encontrado variaciones poblacionales para esta característica en los pima de Arizona. De igual modo, Sofaer *et al.* (1972) observaron que

la presencia del protostílido variaba entre un 0,1 por ciento en los zuñí a un 7,8 por ciento en los indios pima.

Sofaer *et al.* (1972) utilizaron la morfología dental de las poblaciones amerindias del suroeste con el objetivo de evaluar relaciones filogenéticas. Así, registraron la fisionomía de los indios papago, pima y zuñí respecto a diez características dentales discretas. Las características registradas incluían la forma de pala (incisivos centrales superiores, palatales y labiales, incisivo lateral superior, y presencia de la forma de barril), el tubérculo de Carabelli, el número de cúspides para el segundo molar superior, el protostílido y varias estrías y cúspides en el primer y segundo molar inferior. Sus investigaciones dieron como resultado una correspondencia moderadamente buena entre las diferencias genéticas que se conocían de antemano y las afinidades basadas en la morfología de los dientes, cuando se empleaban las características que poseían una menor posibilidad de arbitrariedad en cuanto a su apreciación. Finalmente, advierten a aquellos investigadores que empleen características dentales discretas para que estandaricen los procedimientos para efectuar la recogida de datos, ya que de lo contrario los resultados reflejarían esta arbitrariedad, en lugar de relaciones filogenéticas válidas.

En un estudio detallado acerca de las características dentales discretas de los pima, en una amplia muestra (N=1.528), se efectuó una comparación de las frecuencias cuspidales de los pimas con las de otras 13 muestras de tribus indias del suroeste. Scott *et al.* (1983) emplearon el método de Harpending y Jenkins para reducir los datos de frecuencias en un mapa de tres dimensiones. Este análisis indicó que los pima mostraban afinidades más estrechas con los papago y los hopi (todos grupos que pertenecen a la familia lingüística uto-azteca). En cambio, diferían en mayor medida de los athapaskos, los yuman y los zuñí. El estudio subraya la íntima relación de los patrones de morfología dentaria con las subdivisiones lingüísticas en las poblaciones del sudoeste.

América Central

Las poblaciones indias tlaxcaltecas proporcionan una buena ocasión para comparar las estructuras dentales en grupos cuyas relaciones históricas y genéticas resultan conocidas. Cuatro de estas poblaciones

fueron examinadas, tomándose medidas discretas y odontométricas. La tabla 27 resume las frecuencias de 10 características discretas para esas cuatro poblaciones.

Como puede comprobarse en la tabla 27, existe una variación considerable en la presencia de las características dentales discretas para las cuatro poblaciones tlaxcaltecas estudiadas. Sin embargo, no hay diferencias significativas en cuanto a las distribuciones entre los dos sexos. Es interesante resaltar que aunque San Pablo del monte es el grupo más indio de los cuatro, no presenta la proporción más alta de forma de pala, en cambio, esta distinción pertenece a Cuanalán. Además, en Saltillo, el 22,5 por ciento de la población no presenta forma de pala. No obstante, Cuanalán presenta la frecuencia más elevada de

Tabla 27. Porcentajes de las cuatro poblaciones tlaxcaltecas que exhiben las diez características dentales discretas (de Baume y Crawford, 1978)

Característica	Estado afectado	Cuanalán	Saltillo	San Pablo	Tlaxcala
Forma de pala	Todos los grados	87,9 %	68,1 %	82,5 %	73,9 %
Protostílido	Todos los grados	8,3 %	2,5 %	2,2 %	2,3 %
Tubérculo de Carabelli (M^1)	Todos los grados	55,4 %	50,3 %	50,3 %	49,3 %
No. de cúspides M^1	4 cúspides	100,0 %	90,3 %	100,0 %	100,0 %
No. de cúspides M^2	4 cúspides	43,7 %	49,6 %	53,4 %	47,0 %
Tipo cúspide M^1	Cúspide-Y	80,9 %	80,0 %	96,3 %	97,7 %
Tipo cúspide M^2	Cúspide-Y	16,2 %	30,5 %	73,7 %	53,5 %
Extensión del canino mandibular	Lat. y cent. incl. dif. ht.	27,9 %	30,0 %	46,9 %	44,8 %
Estrías del canino maxilar	Presencia de alguna estría	67,1 %	69,0 %	77,6 %	77,1 %
Estrías del canino mandibular	Presencia de alguna estría	75,5 %	72,7 %	85,7 %	93,1 %

tubérculo de Carabelli, considerado como marcador europeo, mientras el protostílido aparece con más frecuencia en Cuanalán. Las comparaciones entre las cuatro poblaciones para las diez características discretas efectuadas por medio del test de significancia de Kruskal-Wallis, indica que todas menos una de esas características son significativamente distintas (Baume y Crawford, 1978). Saltillo es significativamente más diferente de los otros grupos debido a la presencia de dientes en forma de pala.

Al comparar las distancias genéticas con las frecuencias de las características dentales discretas estudiadas, se pone de manifiesto que la dentición proporciona patrones de afinidad similares a los que se derivan de los marcadores sanguíneos. San Pablo y Tlaxcala se presentan como los más parecidos, con una X^2 de Sanghvi como medida de divergencia de 0,45, mientras que Cuanalán y San Pablo son los más alejados, con una distancia de 4,91, a continuación Cuanalán y Tlaxcala presentan diferencias con una X^2 de 3,30. La tabla 28 resume las medidas de divergencia entre cada par de poblaciones.

Tabla 28. Medidas de divergencia entre pares de poblaciones tlaxcaltecas (Baume y Crawford, 1978)

Poblaciones	X^2 de Sanghvi
Cuanalán-Saltillo	1,14
Cuanalán-San Pablo	4,91
Cuanalán-Tlaxcala	3,30
Saltillo-San Pablo	2,69
Saltillo-Tlaxcala	1,49
San Pablo-Tlaxcala	0,45

Al efectuar un análisis de la asimetría de las características dentales en las cuatro poblaciones tlaxcaltecas se pone de manifiesto la existencia de ligeras diferencias entre sí. Partiendo de una comparación de promedios de asimetría, San Pablo (el grupo que presenta la inferior tasa de mestizaje) posee la asimetría media menor (Baume y Crawford, 1980). En primera instancia este resultado sugiere que los grupos con menor proporción de mestizaje deberían ser los menos asimétricos, ya que deberían estar menos perturbados en cuanto a sus complejos génicos que han ido evolucionando a lo largo de miles de años. La hibridación debería degradar algunos de estos complejos y ello podría

observarse por la presencia de una asimetría más elevada. Sin embargo, esta explicación fue descartada rápidamente cuando comparamos la asimetría de las características dentales de los caribes negros y la de los criollos con la de las poblaciones tlaxcaltecas. En esta comparación, los caribes y los criollos, con más proporción de mestizaje, mostraban asimetrías inferiores que los grupos indios. En apariencia, para las características dentales discretas, el grado de mestizaje es independiente de la perturbación del crecimiento y el desarrollo de estas características y de la asimetría dental.

Los análisis odontométricos de la fisonomía dental tlaxcalteca ponen de manifiesto una microdiferenciación considerable entre las cuatro poblaciones. No obstante, esta diferenciación puede ser más bien el resultado del mestizaje con los españoles y, posiblemente, con los africanos. Dahlberg (1963) ha caracterizado la dentición de los amerindios y de los africanos como de tamaño grande. Sin embargo, Hanihara ha caracterizado el complejo mongoloide como distinto del europeo-africano, respecto a la posesión, por parte de los amerindios y asiáticos, de dientes frontales más grandes y molares más pequeños, mientras que los europeos y africanos poseen dientes frontales más pequeños y posteriores más largos. La población con menos proporción de mestizaje, San Pablo, comparada con las otras tres poblaciones tlaxcaltecas, tiene medidas de tamaño intermedio para la mayoría de estas características dentales. Las dos poblaciones trasladadas, Saltillo y Cuanalán, tienen ambas las denticiones más largas y pequeñas, (O'Rourke y Crawdford, 1980).

Otros estudios de los indios de América Central describen la presencia de varias características dentales discretas dentro de cada grupo. De este modo, Escobar *et al.* (1977) han registrado características dentales al efectuar exámenes intraorales en una muestra de 540 maya queckchi, de Guatemala. Si bien emplearon técnicas estándar de registro, no se calculó el error estimado entre las distintas observaciones. Por otro lado, Snyder *et al.* (1969) han descrito la fisonomía dental de 114 indios tarahumara y de 63 mestizos del norte de México; al comparar los diámetros de la corona para cada muestra, no encontraron ningún patrón definido.

América del Sur

Se han estudiado las características dentales discretas en unas pocas poblaciones indias de América del Sur. Por ejemplo, Rothhammer *et al.* (1971) han observado diferencias significativas entre los varones y las hembras por la frecuencia de incisivos en forma de pala en tres poblaciones chilenas mestizas. Lo más probable es que esta diferencia se deba a la variación en el grado de mestizaje entre las poblaciones indias. Del mismo modo, Pinto-Cisternas y Figueroa (1968) han descrito la presencia del tubérculo de Carabelli (27,2 por ciento) y los incisivos en forma de pala (45,7 por ciento) de una muestra de estudiantes de la ciudad chilena de Valparaíso.

Se ha estudiado la variación de la morfología dental entre los diferentes poblados y entre las diferentes tribus de siete poblados yanomamas y una muestra de makiritare (Brewer-Carias *et al.*, 1976). Se caracterizó la morfología dental por medio de ocho características dentales discretas corrientes. Algunas de las variaciones más marcadas entre poblados se referían a las frecuencias de los dientes en forma de pala, yendo de un 31 por ciento en un poblado hasta un 97 por ciento en otro. La reducción del hipocono variaba también de un modo considerable entre poblados, de un 18 a un 68 por ciento. Así mismo, se observó alguna diferencia entre las frecuencias de características discretas tales como la forma de ala de los incisivos y la forma de pala al comparar las denticiones de los makiritare y los yanomamas. La parte más interesante de este estudio se refiere a la medida del coeficiente de correlación de rangos de Spearman, entre matrices de distancias de los poblados para las características dentales, los marcadores genéticos y las distancias geográficas. Así, la correlación entre las matrices de elementos genéticos y dentales, arrojaba un valor de 0,597, una correlación bastante alta. La distancia calculada a partir de las características dentales proporciona un mejor ajuste con las distancias geográficas (0,492) que la que aparece entre el elemento geográfico y genético (0,310). El estudio muestra que las características dentales proporcionan medidas fiables de las afinidades poblacionales. Las medidas de la relación entre las características dentales y los elementos génicos efectuadas por Brewer-Carias y sus colaboradores para los yanomama y los makiritare son más fiables que las obtenidas por Sofaer y sus colegas para los amerindios del sudoeste de

América del Norte, debido al mayor número de poblaciones comparadas.

Un estudio acerca del tamaño de la dentición para grupos prehistóricos de la costa el Perú ha subrayado el incremento de tamaño sucedido a lo largo de un período de 9.000 años (Scott, 1979). Estos resultados se encuentran en oposición a la tendencia a la reducción del tamaño dental observada en la mayor parte del mundo. Un examen cuidadoso de la información pone de manifiesto que se empleó una muestra de 58 adultos para llegar a esta conclusión. Si, además, se subdivide esta muestra en cuatro períodos de tiempo, la base para postular una tendencia de este tipo es de 2 ó 3 dientes. Así, ¡Scott ha calculado, a partir de 2 ó 3 medidas, no sólo los tamaños medidos sino también las desviaciones estándar! Afirmar que existe un incremento del tamaño de los dientes a lo largo de 9.000 años fuerza la credulidad más allá de sus límites.

Color de la piel

Introducción

El color de la piel es una característica de la especie humana muy visible, que ha sido empleado tradicionalmente para las clasificaciones raciales. Los primeros antropólogos físicos intentaban hacer coincidir las muestras de colores con la pigmentación de la piel humana. Estas mediciones del color dividen de un modo arbitrario la variación observada en categorías discretas al tiempo que artificiales. Así, se subdividía subjetivamente una característica continua y se describía por el color promedio dentro de una raza o por los porcentajes de parejas de diferente color dentro de una población.

El color de la piel es el resultado de la acción de tres pigmentos (Blum, 1961): 1) la hemoglobina, que proporciona colores diferentes dependiendo si fluye por las venas —donde se encuentra reducida y su color es azul— o si fluye por las arterias, en cuyo caso se encuentra en su forma oxigenada, de color rojo; 2) la melanina, que consiste en un pigmento de color marrón en forma granular dentro de la epidermis de la piel. La concentración de melania es el factor determinante primario de la apariencia visual del color de la piel y 3) los carotenos,

pigmentos de color amarillo situados en la piel y en la grasa de un individuo.

Se han propuesto teorías para explicar el amplio rango de variación del color de la piel en la especie humana. Entre estas se encuentra la postulada por Loomis (1967), que tiene en cuenta la relación existente entre la pigmentación y la penetración de la luz solar para la síntesis de vitamina D. La teoría asume la existencia de un equilibrio entre la cantidad de luz solar y la concentración de melanina. Así, demasiada luz solar causaría vitaminosis, y una cantidad insuficiente provocaría raquitismo y osteomalacia. Por lo tanto, asumiendo que la teoría es válida, la selección natural actuando sobre estas enfermedades produciría como resultado un gradiente de coloración desde el Ecuador (piel más oscura) hacia las regiones septentrionales (piel más clara). A pesar de que la osteomalacia puede reducir la fertilidad al afectar a la pelvis de las mujeres, el otro lado de la teoría no funciona. En efecto, la vitaminosis sólo ocurre en situaciones en donde grandes sobredosis de vitamina D provocan la calcificación del tejido. Además, una excesiva exposición a la luz solar tampoco provoca vitaminosis. Otra explicación ampliamente difundida para la variación del color de la piel es la postulada por Blum (1961), que supone que grandes concentraciones de malanina protege al individuo de contraer cáncer de piel. Si bien es cierto que los individuos con piel más oscura presentan un riesgo menor de contraer cáncer de piel, esta enfermedad supondría una presión selectiva escasa, ya que normalmente no es mortal hasta después de la edad reproductiva. Además, los individuos con piel más oscura se hallarían en desventaja debido al estrés de térmico asociado con la imposibilidad de reflejar la porción infrarroja del espectro.

En los primeros años de la década de los cincuenta, gracias al desarrollo de los reflectómetros para medir el color de la piel, una característica que anteriormente sólo podía ser tratada como discreta, pudo comenzar a medirse en una escala continua (Lasker, 1954). El reflectómetro permite medir la cantidad de luz (longitud de onda particular) reflejada por la piel de un individuo. Cuanto más clara es la piel, mayor es la reflexión, y cuanto más oscura es la piel, mayor la absorción y, por ende, menor reflexión.

Varios estudios han estimado las bases genéticas del color de la piel. Por ejemplo, Curt Stern (1953) ha estimado que existen de tres a

cuatro loci aditivos responsables de la variación del color de la piel en los negros estadounidenses. Un estudio detallado sobre las poblaciones de caribes negros halló una mayor complejidad genética para este rango, estimándose que había entre uno y seis loci implicados en la determinación del color de la piel, dependiendo del número de clases fenotípicas empleado en el análisis.

Variabilidad en las poblaciones del Nuevo Mundo

Se han publicado pocos artículos que recojan la reflectometría del color de la piel de los individuos americanos. Así, los únicos datos publicados empleando el EEL (reflectómetro británico) para el estudio de poblaciones amerindias corresponden a Harrison y Salzano (1966), sobre los indios caingang y guaraníes de Brasil, y el estudio de Weiner *et al.* (1963) de los indios aguarana de Perú. Estos datos poseen como limitación adicional el no haber utilizado los mismos filtros para las tomas.

Por su lado, Conway y Baker (1972) han publicado datos medidos mediante un reflectómetro fotovoltaico sobre cuatro subgrupos de individuos quechuas (varones y hembras tanto rurales como urbanos), encontrando que los indios quechuas del Perú presentaban un rango de reflexión similar a los observados en otros estudios con amerindios. Por ejemplo, la reflexión media del brazo para los varones adultos de Nunoa variaban desde un 20,5 por ciento con filtro azul a un 18,3 por ciento con filtro verde hasta un 42,3 por ciento con filtro rojo. Sin embargo, se dieron cuenta que los varones de Nunoa eran generalmente más oscuros que las hembras, resultado, probablemente, de una selección de pareja basada en la piel más clara de la hembra. Los habitantes del pueblo poseían una piel más clara que los individuos procedentes de áreas rurales (con toda probabilidad debido al mestizaje de los españoles).

Mestizaje y color de la piel

Lasker (1954) ha sido uno de los pioneros en la aplicación de la reflexión del color de la piel para estudiar el mestizaje en un pequeño

poblado mexicano. En sus investigaciones encontró que los individuos con ascendientes españoles poseían la piel más clara que entre la población india, mas homogénea. Su trabajo fue continuado con éxito por Relethford y Lees (1981), quienes emplearon los datos de reflexión del color de la piel (tomados con un reflectómetro fotovoltaico) recogidos a partir de distintas subpoblaciones de indios tlaxcaltecas de Saltillo que habían sido trasladados de residencia en el pasado, para estimar el mestizaje. Este estudio probó la precisión de las estimaciones de mestizaje basadas en el color de la piel cuando se comparan con aquellas efectuadas utilizando marcadores genéticos de los grupos sanguíneos, dando lugar a resultados similares. Por lo tanto, las estimaciones de grado de mestizaje basadas en las características poligénicas tales como el color de la piel (color que permanece sin alteración a lo largo de la vida de un individuo en aquellas áreas cubiertas por prendas de vestir) parecen constituir mediciones fiables.

Se han efectuado estimaciones de mestizaje de tipo similar, basadas en la reflectometría del color de la piel, en poblaciones de caribes negros de Belice (Byard *et al.*, 1984). Este estudio compara las curvas de reflexión de los europeos, indios, criollos, caribes africanos y falis (grupo étnico de África). Los europeos reflejan el porcentaje de luz más elevado en todas las longitudes de onda (desde un 36 por ciento para longitudes de onda de 430nm a casi un 65 por ciento a 670nm), mientras los falis (8 por ciento a 430nm y 20 por ciento a 670nm) y otros africanos reflejan la menor cantidad de luz (véase la figura 29). Los criollos presentan el coeficiente de variación más alto para todas las longitudes de onda, seguidos por los caribes negros, mientras que los europeos son los que menos varían. Es interesante resaltar que las dos poblaciones con más mestizaje —criollos y caribes negros—, presentan la cantidad de variación más alta para ese fenotipo.

Las estimaciones del grado de mestizaje mediante el uso de la reflectometría del color de la piel pueden compararse, en buena medida, a las que se basan en las frecuencias genéticas de los factores serológicos. En la tabla 29 se observa una comparación entre aquellas estimaciones efectuadas a partir de estas dos clases de datos. El modelo birracial, esto es, que la población fundadora estaba constituida únicamente por africanos e indios, proporciona una aproximación de grado de mestizaje particularmente cercana. El modelo trirracial, en cambio, so-

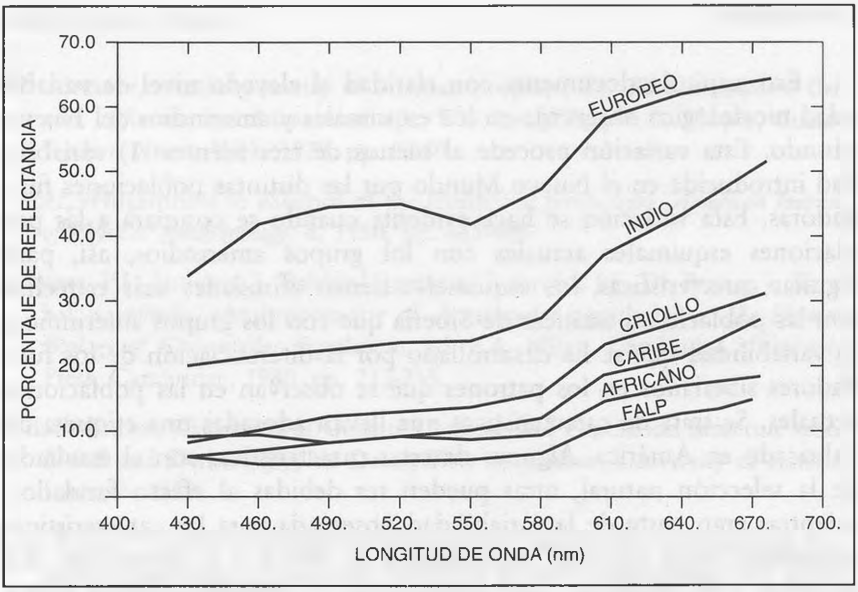

Figura 29. Comparación de la reflexión media de la piel en varias poblaciones humanas (Byard *et al.*, 1984).

Tabla 29. Una comparación de las estimaciones del grado de mestizaje para caribes negros de Belice, a partir de la reflectometría del color de la piel y las frecuencias de los marcadores serológicos (de Byard *et al.*, 1984)

Método	% africano	% indio	% europeo
Promedio del color de la piel, modelo birracial	74	26	—
Serológico, birracial	78	22	—
Promedio del color de la piel, modelo trirracial	73	19	8
Serológico, trirracial	76	20	4

breestima el componente europeo a expensas de la contribución africana a los caribes negros.

Conclusión

Este capítulo documenta con claridad el elevado nivel de variabilidad morfológica observada en los esquimales y amerindios del Nuevo Mundo. Esta variación procede al menos de tres fuentes: 1) variabilidad introducida en el Nuevo Mundo por las distintas poblaciones fundadoras. Esta variación se hace evidente cuando se compara a las poblaciones esquimales actuales con los grupos amerindios, así, para algunas características, los esquimales tienen afinidades más estrechas con las poblaciones asiáticas de Siberia que con los grupos amerindios; 2) variabilidad que se ha desarrollado por la diferenciación de los fundadores siberianos en los patrones que se observan en las poblaciones actuales. Se trata de características que llevan adosadas una etiqueta de Fabricado en América. Algunas de estas características son el resultado de la selección natural, otras pueden ser debidas al efecto fundador, mientras gran parte de la variabilidad observada para las características poligénicas (que son más ecosensibles) se deben a la interacción del genotipo y el ambiente. Las observaciones de Newman (1953) acerca de un gradiente estatural geográfico (norte-sur) nos proporciona un ejemplo excelente de este tipo de interacciones, que ocurrieron después del poblamiento del Nuevo Mundo; y 3) variabilidad como resultado del flujo genético procedente de los colonos europeos y de los esclavos africanos llevados al Nuevo Mundo. Este flujo genético, que presenta una magnitud considerable, ha confundido muchos de los patrones precolombinos de afinidades y diferencias poblacionales entre los americanos nativos.

A pesar de que las características morfológicas han sido «viciadas» por su antigua utilización en la tipología racial, estas características poligénicas han probado ser útiles para estudiar las estructuras de las poblaciones. Por ejemplo, la variación del color de la piel en poblaciones hibridadas han sido utilizada con éxito para medir el flujo genético en los indios tlaxcaltecas y en las poblaciones de negras caribes de Belice. Así mismo, la morfología dental ha dado alguna prueba acerca del poblamiento de las Américas. Por último, la variabilidad de las huellas digitales en las poblaciones esquimales confirma las afinidades predichas por la genética sanguínea.

Bibliografía citada

V.P. Alexseev, «Anthropometry of Siberian peoples», *The First Americans: Origins, Affinities and Adaptations*, eds. W.S. Laughlin y A.B. Harper, Gustav Fischer, Nueva York, 1979, pp. 57-80.

J. Auer, «Fingerprints in Eskimos of the Northwest territories», *American Journal of Physical Anthropology*, 8, 1950, pp. 485-488.

F. Auger, P.L. Jamison, J. Balslev-Jorgensen, T. Lewin, J.F. De Pena y J. Skrobak-Kaczynski, «Anthropometry of circumpolar populations», *The Human Biology of Circumpolar Populations*, ed. F.A. Milan, Cambridge University Press, Cambridge, 1980, pp. 213-255.

V. Bach Enciso, «Estimates of Genetic Distance and Population Structure from Blood and Dermatoglyphic Data», *Tesis sin publicar*, University of Kansas, Lawrence, 1983.

R.M. Baume y M.H. Crawford, «Discrete dental traits in four Tlaxcaltecan Mexican populations», *American Journal of Physical Anthropology*, 49, 1978, pp. 351-360.

R.M. Baume y M.H. Crawford, «Discrete dental trait asymmetry in Mexico and Belize», *Journal of Dental Research*, 58, 1979, p. 1811.

R.M. Baume y M.H. Crawford, «Discrete dental trait asymmetry in Mexican and Belizean groups», *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 1981, pp. 315-321.

J. Birdsell, 1951, *op. cit.*

H.F. Blum, «Does the melanin pigment of human skin have adaptive value?», *Quarterly Review of Biology*, 36, 1961, pp. 50-63.

C.A. Brewer-Carias, S. Le Blanc y J.V. Neel, «Genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. XIII. Dental microdifferentiation», *American Journal of Physical Anthropology*, 44, 1976, pp. 5-14.

P.M. Butler, «Studies of the mammalian dentition. Differentiation of the postcanine dentition», *Proc. Zool. Lond.*, 109, 1939, pp. 1-36.

P.J. Byard, F.C. Lees y J.H. Relethford, «Skin color of the Garifuna of Belize», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 3, *Black Caribs: A Case Study in Biocultural Adaptation*, ed. M.H. Crawford, Plenum Press, 1984, pp. 149-168.

L.L. Cavalli-Sforza y W. Bodmer, 1971, *op. cit.*

L.P. Chiasson, «Finger-print pattern frequencies in the Micmac Indians», *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 2, 1960, pp. 184-188.

J. Comas, «Anthropometric studies in Latin American Indian populations», *The Ongoing Evolution of Latin American Populations*, ed. F.M. Salzano, C.C. Thomas, Springfield, 1971, pp. 333-404.

D.L. Conway y P.T. Baker, «Skin reflectance of Quechua Indians: The effects of genetic admixture, sex and age», *American Journal of Physical Anthropology*, 36, 1972, pp. 267-282.

E. Coope y D.F. Roberts, «Dermatoglyphic studies of populations in Latin America», *The Ongoing Evolution of Latin American Populations*, ed. F.M. Salzano, C.C. Thomas, Springfield, 1971, pp. 405-454.

M.H. Crawford, «Human population study», *Science*, 196, 1977, pp. 153-155.

M.H. Crawford, P.M. Lin y G. Thippeswamy, «Quantitative analysis of dermatoglyphics of four Tlaxcaltecan population», *The Tlaxcaltecans. Prehistory, Demography, Morphology and Genetics*, ed. M.H. Crawford, University of Kansas Press, Lawrence, pp. 120-144.

H. Cummins y V. Fabricius-Hansen, «Dermatoglyphics in Eskimos of West Greenland», *American Journal of Physical Anthropology*, 4, 1946, pp. 395-402.

H. Cummins y M.S. Goldstein, «Dermatoglyphics in Commanche Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 17, 1932, pp. 229-235.

H. Cummins y C. Midlo, *Fingerprints, Palms and Soles*, Blackiston, Filadelfia, 1943.

H. Cummins y M. Steggerda, «Finger prints in Maya Indians», *Measures of Men*, 7, 1936, pp. 107-124.

A.A. Dahlberg, «The dentition of the American Indian», *The Physical Anthropology of the American Indian*, ed. W.S. Laughlin, Viking Fund Inc., Nueva York, 1951, pp. 138-176.

A.A. Dahlberg, «Craniofacial studies», *The Human Biology of Circumpolar Populations*, ed. F.A. Milan, Cambridge University Press, Cambridge, 1980, pp. 169-192.

G.F. Debets, «The Selkups», vol. 2, *Trudy*, Moscú, 1947, en ruso.

G.F. Debets, «Anthropological Investigations in the Kamchatka Region», *Trudy*, Moscú, 1951, en ruso.

R.L.H. Dennis, E. Sunderland, P.J. Rosa y S. Lightman, «The digital and palmar dermatoglyphics of the Brazilian Mato Grosso Indians», *Human Biology*, 50, 1978, pp. 325-342.

E.J. Devor, M. McGue, M.H. Crawford y P.M. Lin, «Transmissible and nontransmissible components of anthropometric variation in the Alexanderwohl Mennonites. II. Resolution by path analysis», *American Journal of Physical Anthropology*, 69, 1986, pp. 83-92.

J.E. Downey, «Types of dextrality among North American Indians», *Journal of Experimental Psychology*, 10, 1927, pp. 478-488.

J. Ducros, «Finger ridge counts of the Ammassalimiut Eskimo of Greenland and other Eskimo population groups: The founder effect and interbreeding», *Man*, 13, 1978, pp. 651-656.

J. Ducros y A. Ducros, «Nombre de cretes et dessins des doigts D'Ammassalimiut (Scoreby-Sund, Groenland Oriental) et des populations Eskimo et asiatiques», *L'Anthropologie*, 76, 1972, pp. 711-726.

E.F. von Eickstedt, «Rassenkunde und Rassengeschichte der Menschheit», Stuttgart, 1934.

V. Escobar, P.M. Conneally y C. López, «The dentition of the Queckchi Indians. Anthropological aspects», *American Journal of Physical Anthropology*, 47, 1977, pp. 443-452.

P.B. Eveleth y J.M. Tanner, «Worldwide Variation in Human Growth», Cambridge University Press, Cambridge, 1980.

J. Faulhaber, «Anthropometry of living Indians», *Handbook of Middle American Indians*, vol. 9, *Physical Anthropology*, ed. T.D. Stewart, University of Texas Press, Austin, 1970, pp. 82-104.

S.A.M. Flickinger, «A Comparative Dermatoglyphic Study of the Apache, Choctaw and Navajo Indians», *Tesis doctoral*, Universidad del Sur de Mississippi, 1975.

J.S. Friedlaender, «Patterns of Human Variation. The Demography, Genetics and Phrenetics of Bougainville Islanders», Harvard University Press, Cambridge, 1975.

R.M. Garruto, C.C. Plato, C.J. Hoff, M.T. Newman, D.C. Gajdusek y P.T. Baker, «Characterization and distribution of dermatoglyphic features in Es-

kimo and North, Central and South American Indian populations», *Dermatoglyphics - fifty years later*, eds. W. Wertelecki y C.C. Plato, 15, 1979, pp. 277-334.

J.H. Greenberg, 1985, *op. cit.*

K. Hanihara, «Mongoloid dental complex in the permanent dentition», *Actas del VIII Congreso Internacional de Ciencias Antropológicas y Etnológicas*, Tokio, 1969, pp. 298-300.

K. Hanihara, «Dental traits in Ainu, Australian Aborigines and New World populations», *The First Americans: Origins Affinities and Adaptations*, eds. W.S. Laughlin y A.B. Harper, Gustav Fischer, Nueva York, 1979, pp. 125-134.

K. Hanihara, T. Masuda, T. Tanaka y M. Tamada, «Comparative studies of dentition» *Anthropological and Genetic Studies on the Japanese, Part III: Anthropological and Genetic Studies of the Ainu*, JIBP Synthesis, vol. 2, University of Tokyo Press, Tokio, 1975, pp. 256-262.

H. Harpending y T. Jenkins, 1973, *op. cit.*

G.A. Harrison y F.M. Salzano, «The skin color of the Caingang and Guarani Indians of Brazil», *Human Biology*, 38, 1966, pp. 104-111.

A. Hrdlička, «The problem of the unity or plurality and probable place of origin of the American Aborigines», *American Anthropology*, 14, 1912, pp. 9-12.

A. Hrdlička, «Shovel shaped teeth», *American Journal of Physical Anthropology*, 3, 1920, pp. 429-465.

J. Imbelloni, «Nouveau rapportys a la classification de l'homme americain», *Congrs. Intern. Americanistas*, México, 1958, pp. 107-136.

R.L. Jantz, D.R. Hunt, A.B. Falsetti y P.J. Key, «Variation among North Amerindians: Analysis of Boas' anthropometric data», *Human Biology*, edición especial, en prensa.

F.E. Johnston y L.M. Schell, «Anthropometric variation of native American children and adults», *The First Americans: Origins, Affinities and Adaptation*, eds. W.S. Laughlin y A.B. Harper, Gustav Fischer, Nueva York, 1979, pp. 275-291.

H. Kalmus, A.L. de Garay, U. Rodarte y L. Cobo, «The frequency of PTC tasting, hard ear was, colour blindness and other genetical characters in ur-

ban and rural Mexican populations», *Human Biology*, 36, 1964, pp. 134-135.

R. Knussmann, «Interkorrelationen im Hautleistensystem des Menschen und ihre faktorenanalytische Auswertung», *Humangenetik*, 4, 1967, pp. 221-243.

G.W. Lasker, «Photoelectric measurement of skin color in a Mexican mestizo population», *American Journal of Physical Anthropology*, 12, 1954, pp. 115-121.

S.M. Leche, «Dermatoglyphics and functional lateral dominance in Mexican Indians: IV. Chamulas», *Measures of Men*, Tulane University, Nueva Orleans, 7, 1936a, pp. 289-310.

S.M. Leche, «Dermatoglyphics and functional lateral dominance in Mexican Indians», *Measures of Men*, Tulane University, Nueva Orleans, 7, 1936b, pp. 211-220.

S.M. Leche, «The dermatoglyphics of the Tarascan Indians of Mexico», *Measures of Men*, Tulane University, Nueva Orleans, 7, 1936c, pp. 319-328.

S.M. Leche, «Dermatoglyphics and functional lateral dominance in Mexican Indians: III. Zapotecas and Mixtecas», *Mesasures of Men*, Tulane University, Nueva Orleans, 7, 1936d, pp. 229-277.

S.M. Leche, «Dermatoglyphics and functional lateral dominance in Mexican Indians (Mayas and Tarahumaras)», *Studies in Middle America*, Tulane University, Nueva Orleans, 5, 1934, pp. 27-40.

S.M. Leche, H.N. Gould y D. Tharp, «Dermatoglyphics and functional dominance in Mexican Indians. IV. The Zinancantecs, Huixtecs, Amatenangos, and Finca Tzeltals», *Middle American Research Records*, 1, 1944, pp. 21-84.

F.C. Lees y P.J. Byard, «Skin colorimetry in Belize: I. Conversion formulae», *American Journal of Physical Anthropology*, 48, 1978, pp. 515-522.

F.C. Less y M.H. Crawford, «Anthropometric variation in Tlaxcaltecan poulations», *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology and Genetics*, University of Kansas Press, *Publications in Anthropology 7*, Lawrence, 1976, pp. 61-80.

M.G. Levin, «Ethnic Anthropology and the Problem of Ethnogenesis of the Peoples of the Far East», *Trudy*, Moscú, 1958, en ruso.

P.M. Lin, «Factor analysis of the dentition of three Tlaxcaltecan populations», *The Tlaxcaltecans: Prehistory, Demography, Morphology, and Genetics*, ed. M.H.

Crawford, University of Kansas Press, *Publications in Anthropology*, 7, Lawrence, 1976, pp. 93-119.

P.M. Lin, «Anthropometry of Black Caribs», *Current Developments in Anthropological Genetics*, vol. 3, *Black Caribs: A Case Study in Biocultural Adaptation*, ed. M.H. Crawford, Plenum Press, Nueva York, 1984, pp. 189-214.

P.M. Lin, V. Bach Enciso y M.H. Crawford, «Dermatoglyphic inter- and intra-population variation among indigenous New Guinea groups», *Journal of Human Evolution*, 12, 1983, pp. 103-123.

P.M. Lin, M.H. Crawford y M. Oronzi, «Universals in Dermatoglyphics», *Dermatoglyphics - Fifty Years Later*, eds. W. Wertelecki y C.C. Plato, «Birth Defects», *Original Article Series*, XV, 6, Alan Liss, Nueva York, 1979, pp. 63-84.

J.K. Long, «A test of multiple-discriminant analysis as a means of determining evolutionary changes and intergroup relationships in Physical Anthropology», *American Anthropologist*, 68, 1966, pp. 444-464.

W.F. Loomis, «Skin pigment regulation of vitamin-D biosynthesis in man», *Science*, 157, 1967, pp. 501-506.

A.J. Marcellino, F.J. Da Rocha y F.M. Salzano, «Size and shape differences among six South American Indian tribes», *Annals of Human Biology*, 5, 1978, pp. 69-74.

J.A. Matis y T.J. Zwemer, «Odontognathic discrimination of United States Indian and Eskimo groups», *Journal of Dental Research*, 50, 1971, pp. 1245-1248.

R.J. Meier, «Fingerprint patterns from Karluk Village, Kodiak Island», *Arctic Anthropology*, 111-2, 1966, pp. 206-210.

R.J. Meier, «Dermatoglyphic variation in five Eskimo groups from Northwestern Alaska», *Dermatoglyphics: An International Perspective*, ed. J. Mavalwala, Mouton Publications, The Hague, 1978, pp. 145-152.

C.F.A. Moorrees, *The Aleut Dentition*, Harvard University Press, Cambridge, 1957.

T.A. Murad, *The North Alaskan Eskimo Intra-population Variation for Palmar Dermatoglyphics*, Alocución de tesis doctoral sin publicar, Universidad de Indiana, Bloomington, 1975.

J.V. Neel, F. Rothhammer y J.C. Lingoes, 1974, *op. cit.*

M.T. Newman, «The sequence of Indian physical types in South America», *Physical Anthropology of the American Indian*, ed. W.S. Laughlin, Viking Fund, Inc., Nueva York, 1951, pp. 69-97.

M.T. Newman, 1953, *op. cit.*

M.T. Newman, 1960, *op. cit.*

M.T. Newman, «Population analysis of finger and palm prints in highland and lowland Maya Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 18, 1960b, pp. 45-58.

M.T. Newman, «Dermatoglyphics», *Handbook of Middle American Indians (Physical Anthropology)*, eds. R. Wauchope y T.D. Stewart, Universidad de Texas 9, Austin, 1970, pp. 167-179.

G.K. Neumann, «Archeology and race in the American Indian», *Archeology of Eastern United States*, ed. J.B. Griffin, University of Chicago Press, Chicago, pp. 13-34.

D.H. O'Rourke y M.H. Crawford, «Odontometric microdifferentiation of transplanted Mexican Indian populations: Cuanalan and Saltillo», *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 1980, pp. 421-434.

D.H. O'Rourke, B.K. Suárez y J.D. Crouse, 1985, *op. cit.*

R.H. Osborne, «Serology in physical anthropology», *American Journal of Physical Anthropology*, 16, 1958, pp. 187-195.

H.F. Pena, F.M. Salzano y F.J. Da Rocha, «Dermatoglyphics of Brazilian Cayapo Indians», *Human Biology*, 44, 1972, pp. 225-241.

J. Pinto-Cisternas y H. Figueroa, «Genetic structure of a population of Valparaiso. II. Distribution of two dental traits with anthropological importance», *American Journal of Physical Anthropology*, 29, 1968, pp. 339-348.

R.E. Popham, «A comparative analysis of the digital patterns of Eskimo from Southampton Island», *American Journal of Physical Anthropology*, 11, 1953, pp. 203-213.

J.H. Relethford, «Bioassay of kinship from continuous traits», *Human Biology*, 52, 1980, pp. 689-700.

J.H. Relethford y F.C. Lees, «Admixture and skin color in the transplanted Tlaxcaltecan population of Saltillo, Mexican», *American Journal of Physical Anthropology*, 56, 1981, pp. 259-267.

J.H. Relethford, F.C. Lees y M.H. Crawford, «Population structure and anthropometric variation in rural western Ireland: Isolation by distance and analysis of the residuals», *American Journal of Physical Anthropology*, 55, 1981, pp. 233-245.

D.C. Rife, «Finger and palmar dermatoglyphics in Seminole Indians of Florida», *American Journal of Physical Anthropology*, 28, 1968, pp. 119-126.

D.C. Rife, «Dermatoglyphics of Cherokee and Mohawk Indians», *Human Biology*, 44, 1972, pp. 81-85.

D.F. Roberts y E. Coope, «Components of variation in a multifactorial character: A dermatoglyphic analysis», *Human Biology*, 47, 1975, pp. 169-188.

F. Rothhammer, R. Chakraborty y E. Llop, «A collation of gene and dermatoglyphic diversity at various levels of population differentiation», *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 1977, pp. 51-60.

F. Rothhammer, R. Chakraborty y E. Llop, «Dermatoglyphic variation among South American tribal populations and its association with marker gene, linguistic and geographic distances», *Dermatoglyphics-Fifty Years Later. Birth Defects: Original Article Series*, eds. W. Wertelecki y C.C. Plato, Alan R. Liss, Nueva York, 1979, pp. 269-276.

F. Rothhammer, J.V. Neel, F. da Rocha y G.Y. Sundling, «The genetic structure of a tribal population, the Yanomama Indians. VIII. Dermatoglyphic differences among villages», *American Journal of Human Genetics*, 25, 1973, pp. 152-166.

F. Rothhammer y R.S. Spielman, «Anthropometric variation in the Aymara: Genetic, geographic and topographic contributions», *American Journal of Human Genetics*, 24, 1972, p. 371-380.

F.M. Salzano and S.M. Callegari-Jacques, 1988, *op. cit.*

E.C. Scott, «Increase of tooth size in prehistoric coastal Peru, 10,000 B.P. - 1,000 B.P.», *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 1979, pp. 251-258.

G.R. Scott, R.H. Yap Potter, J.F. Noss, A.A. Dahlberg y T. Dahlberg, «The dental morphology of Pima Indians», *American Journal of Physical Anthropology*, 61, 1983, pp. 13-31.

J. Sofaer, J. Niswander, C. Maclean y P.L. Workman, «Population studies on Southwestern Indian tribes», *American Journal of Physical Anthropology*, 37, 1972, pp. 357-366.

R.G. Snyder, A.A. Dahlberg, C.C. Snow y T. Dahlberg, «Trait analysis of the dentition of the Tarahumara Indians and Mestizos of the Sierra Madre Occidental, Mexico», *American Journal of Physical Anthropology*, 31, 1969, pp. 65-76.

R.S. Spielman, «Differences among Yanomana Indian villages: Do patterns of allele frequencies, anthropometrics and map locations correspond?», *American Journal of Physical Anthropology*, 39, 1973a, pp. 461-480.

R.S. Spielman, «Do the natives all look alike? Size and shape components of anthropometric differences among Yanomana Indian villages», *American Naturalist*, 107, 1973b, pp. 694-708.

R.S. Spielman y P.E. Smouse, «Multivariate classification of human populations. I. Allocation of Yanomana Indians to villages», *American Journal of Human Genetics*, 28, 1976, pp. 317-331.

J.N. Spuhler, 1979, *op. cit.*

F. Starr, «The physical characters of the Indians of southern Mexico», *University of Chicago Decennial Publications*, 4, 1902, pp. 53-109.

M. Steggerda, «Anthropometry of South American Indians», *Handbook of South American Indians*, vol. 6, *Physical Anthropology, Linguistics and Cultural Geography of South American Indians*, ed. J.H. Steward, Bureau of American Ethnology Bulletins, 143, 1950, pp. 57-69.

C. Stern, «Model estimates of the frequency of white and near-white segregants in the American Negroe», *Acta Genetica* (Basel), 4, 1953, pp. 281-298.

T.D. Stewart, *The People of America*, Scribners, Nueva York, 1973.

T.D. Stewart y M.T. Newman, «An historical resume of the concept of differences in Indian types», *American Anthropologist*, 53, 1951, pp. 19-36.

S. Stinson, «Variation in body size and shape among South American Indians», *American Journal of Human Biology*, 2, 1990, pp. 37-51.

C.G. Turner, «Three-rooted mandibular first permanent molars and the question of American Indian origins», *American Journal of Physical Anthropology*, 34, 1971, pp. 229-242.

C.G. Turner, «The dental search for Native American origins», *Out of Asia. Peopling the Americas and the Pacific*, Australian National University, Camberra, 1985, pp. 31-78.

C.G. Turner, 1987, *op. cit.*

D.H. Ubelaker y R.L. Jantz, «Biological history of the aboriginal populations of North America», *Rassengeschichte der Menschheit, Amerika I: Nordamerika, Mexico*, R. Oldenbourg Verlag, Munich, pp. 7-79.

A.I. Yarho, «Turkic Tribes of the Altay-Sayan Region: A Physical Anthropological Sketch», *Abakan*, 1947, en ruso.

J.S. Weiner, N.C. Sebag-Montefiore y J.N. Peterson, «A note on the skin color of Aguarana Indians of Peru», *Human Biology*, 35, 1963, pp. 470-473.

C. Zavala, A. Cobo y R. Lisker, «Dermatoglyphic patterns in Mexican Indian groups», *Human Heredity*, 21, 1971, pp. 394-401.

S. Zegura, «The initial peopling of the Americas: An overview», *Out of Asia. Peopling the Americas and the Pacific*, eds. R. Kirk and E. Szathmary, Australian National University, Camberra, 1985, pp. 1-18.

D.H. Ubelaker y R.L. Jantz, «Biological history of the aboriginal population of North America», *Encyclopedia des Menschen, Anatomie II Anthropologie*, Alberto R. Gleichen von Vorlag, Munich, pp. [illegible]

A.L. Vrdoa, «Traffic Times in the Alto-Seven Region: A Physical Anthropological Sketch», *Mathes*, 1957, no nota.

J.S. Weiner, N.G. Sahay-Mazumdar y T.D. Dwivedi, «A note on the skin color of Aguarana Indians of Peru», *Human Biology*, 35, 1963, pp. 479-485.

G. Sandoz, A. Tobias y S. Ulaire, «Communicaciones parciales de Mexican Indian groups», *Human Biology*, 35, 1971, pp. 394-401.

A. Zegarra, «The initial peopling of the Americas: An approach, the 3° data, mapping the Americas and the Pacific, vols. II, Part and II, Inchcourt, Australian National University, Canberra, 1993, pp. 1-18.

Las Colecciones MAPFRE 1492 constituyen el principal proyecto de la Fundación MAPFRE AMÉRICA. Formado por 19 colecciones, recoge más de 270 obras. Los títulos de las Colecciones son los siguientes:

AMÉRICA 92

INDIOS DE AMÉRICA

MAR Y AMÉRICA

IDIOMA E IBEROAMÉRICA

LENGUAS Y LITERATURAS INDÍGENAS

IGLESIA CATÓLICA EN EL NUEVO MUNDO

REALIDADES AMERICANAS

CIUDADES DE IBEROAMÉRICA

PORTUGAL Y EL MUNDO

LAS ESPAÑAS Y AMÉRICA

RELACIONES ENTRE ESPAÑA Y AMÉRICA

ESPAÑA Y ESTADOS UNIDOS

ARMAS Y AMÉRICA

INDEPENDENCIA DE IBEROAMÉRICA

EUROPA Y AMÉRICA

AMÉRICA, CRISOL

SEFARAD

AL-ANDALUS

EL MAGREB

A continuación presentamos los títulos de algunas de las Colecciones.

COLECCIÓN
CIUDADES DE IBEROAMÉRICA

Ciudades precolombinas.

La fundación de las ciudades hispanoamericanas.

Barcelona.

Lisboa.

Río de Janeiro.

Manila.

México.

Sevilla.

Buenos Aires.

La Habana.

Lima.

Bogotá.

Santiago de Chile.

São Paulo.

Quito.

Madrid.

Caracas.

Procesos de urbanización y modelos de ocupación del espacio en América del Sur.

El impacto de la urbanización de los centros históricos de América Latina.

Este libro se terminó de imprimir
en los talleres de Mateu Cromo Artes Gráficas, S. A.
en el mes de julio de 1992.

COLECCIÓN
CIUDADES DE IBEROAMERICA

Ciudades precolombinas.

La fundación de las ciudades hispanoamericanas.

Barcelona.

Lisboa.

Río de Janeiro.

Manila.

México.

Sevilla.

Buenos Aires.

La Habana.

Lima.

Bogotá.

Santiago de Chile.

São Paulo.

Quito.

Madrid.

Caracas.

Procesos de urbanización y consolidación del espacio en América del Sur.

El legado de la urbanización de los centros históricos de América Latina.

Este libro se terminó de imprimir
en los talleres de Marsu Grupo Artes Gráficas, S. A.
en el mes de julio de 1992.

El libro *Antropología biológica de los indios americanos*, de Michael H. Crawford, forma parte de la Colección «Indios de América», dirigida por el profesor Claudio Esteva-Fabregat, Catedrático de Antropología Cultural de la Universidad de Barcelona.

COLECCIÓN INDIOS DE AMÉRICA

- Los indios del Perú.
- Esquimales.
- Los indios de las Antillas.
- Los indios de Argentina.
- Los indios de Colombia.
- Antropología biológica de los indios americanos.

En preparación:

- Los indios de México.
- Los indios de Bolivia.
- Los indios de Brasil.
- Los indios de Paraguay.
- Los indios de Canadá.
- Los indios de Centroamérica.
- Los indios de Venezuela.
- Los indios de Ecuador.
- Inmigraciones prehistóricas.
- Los indios de Chile.
- Los indios de los Estados Unidos anglosajones.
- Los indios de Uruguay.
- Los indios de Guatemala.
- Los indios del Gran Suroeste de los Estados Unidos.
- Los indígenas de Filipinas.

DISEÑO GRÁFICO: JOSÉ CRUSOÉ

La Fundación MAPFRE América, creada en 1988, tiene como objeto el desarrollo de actividades científicas y culturales que contribuyan a las siguientes finalidades de interés general:

Promoción del sentido de solidaridad entre los pueblos y culturas ibéricos y americanos y establecimiento entre ellos de vínculos de hermandad.

Defensa y divulgación del legado histórico, sociológico y documental de España, Portugal y países americanos en sus etapas pre y postcolombina.

Promoción de relaciones e intercambios culturales, técnicos y científicos entre España, Portugal y otros países europeos y los países americanos.

MAPFRE, con voluntad de estar presente institucional y culturalmente en América, ha promovido la Fundación MAPFRE América para devolver a la sociedad americana una parte de lo que de ésta ha recibido.

Las *Colecciones MAPFRE 1492*, de las que forma parte este volumen, son el principal proyecto editorial de la Fundación, integrado por más de 250 libros y en cuya realización han colaborado 330 historiadores de 40 países. Los diferentes títulos están relacionados con las efemérides de 1492: descubrimiento e historia de América, sus relaciones con diferentes países y etnias, y fin de la presencia de árabes y judíos en España. La dirección científica corresponde al profesor José Andrés-Gallego, del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

EDITORIAL
MAPFRE

9 788471 004093